

Л.Ф. ЛУКИНА, Н.Н. СМЕРНОВА

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

КИЕВ
НАУКОВА ДУМКА
1988

КОНТРОЛЬНЫЙ ЛИСТОК
СРОКОВ ВОЗВРАТА
КНИГА ДОЛЖНА БЫТЬ

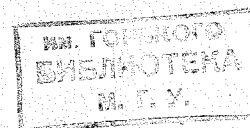
Р

40806 2.01.11

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ГИДРОБИОЛОГИИ

Л.Ф. ЛУКИНА, Н.Н. СМЕРНОВА

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ



КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1988

Физиология высших водных растений / Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н.; Отв. ред. Мусиенко Н.Н.; АН УССР. Ин-т гидробиологии. — Киев : Наук. думка, 1988. — 188 с. — ISBN 5-12-000283-8.

В монографии рассмотрены основные стороны жизнедеятельности высших водных растений: анатомо-морфологические и функциональные особенности их различных экологических групп, фотосинтез, дыхание, водный режим, поглощение минеральных и органических веществ, рост и развитие. Исследованы аллелопатическое взаимодействие, взаимоотношения со средой обитания, воздействие на жизнедеятельность водных растений ряда антропогенных факторов, устойчивость растений к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам. Изучены участие высших водных растений в системе водных биоценозов и возможность практического их использования.

Для физиологов растений, экологов, ботаников, гидробиологов, специалистов водного хозяйства, студентов вузов.

Ил. 40. Табл. 59. Библиогр.: с. 165—184 (414 назв.).

Ответственный редактор Н.Н. Мусиенко

Утверждено к печати ученым советом
Института гидробиологии АН УССР

Редакция биологической литературы

л 2001050100-395
М221 (04) -88 КУ-2-307-88

ISBN 5-12-000283-8

© Издательство "Наукова думка", 1988

ПРЕДИСЛОВИЕ

Познание сути и направленности внутриводоемных процессов невозможно без знания особенностей жизнедеятельности организмов, населяющих водоемы. Одним из основных компонентов почти всех водных экосистем являются высшие водные растения, которые наряду с водорослями первопроизводят органическое вещество и составляют основу энергетических процессов в водоеме.

Лишь в последние 25—30 лет высшие водные растения стали изучать более глубоко и детально. Из общей ботаники выделилась самостоятельная область — гидрботаника, объектом исследований которой являются архегонияльные и высшие (цветковые) растения, населяющие пресные, солоноватые и соленые воды. Наиболее исследованы флора, формирование растительного покрова водоемов разного типа различных климатических зон [59, 72, 83, 101, 202, 235], а также воздействие на них антропогенных факторов [185]. Обобщены методы изучения высшей водной растительности, ее геоботанического описания, картирования, продуктивности, динамики и фенологии [83]. Ряд работ посвящено вопросам экологии, биологии высших водных растений, их строению, классификации и использованию в практической деятельности человека [60, 92, 318, 385]. В некоторых работах описаны участие высших водных растений в процессах самоочищения водоемов, эколого-физиологические исследования гидрофитов [140, 308, 404]. Однако обобщающей работы о жизнедеятельности и функциональных особенностях этой специфической группы растительных организмов до настоящего времени нет.

Учитывая важность и актуальность развития исследований физиологии высших водных растений, нами предпринята попытка обобщить имеющиеся данные по этому вопросу. Детальное изучение структурных и связанных с ними основных функций водных растений — фотосинтеза, дыхания, минерального питания, водного режима, их экологической роли в водоеме — позволяет более успешно решать актуальные проблемы гидробиологии, среди которых формирование качества воды, охрана и рациональное использование природных ресурсов занимают особо важное место.

Выражаем искреннюю благодарность доктору биологических наук И.М. Распопову за консультативную помощь при подготовке рукописи.

ГЛАВА 1. СРЕДА ОБИТАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Высшие водные растения в эволюционном плане обычно рассматривают как ветвь, возникшую от травянистых наземных растений, вторично перешедших к жизни в водной среде [194, 216, 237]. Для многих из них в онтогенезе характерен различный контакт с воздушной эдафической и водной средами, а у некоторых весь жизненный цикл проходит только в воде.

Связь растений с водной средой, с одной стороны, и с воздушной и эдафической — с другой, положена в основу ряда экологических классификаций высших водных растений [195, 201]. Так, И.М.Распопов [202] предлагает подразделить гидрофиты на три большие группы:

1. Погруженные растения, или гидатофиты.
2. Растения с плавающими ассимиляционными органами, или плейстофиты.
3. Воздушно-водные растения, или гелофиты.

При этом он отмечает, что деление высших водных растений на три группы не всегда бывает достаточным. В таком случае приходится применять более дробные классификации. Наиболее подробна экологическая классификация, в которой выделено 10 экологических типов. В ней за основу взяты реакции адаптации водных растений на смену экофаз во временных пойменных водоемах, зарегулированных водохранилищах и прудах, оросительных и очистных бассейнах, где на протяжении вегетационного сезона уровень воды значительно колеблется [325]. Все эти классификации отражают внешнее многообразие адаптаций растений к гетерогенной среде обитания, возникшее у них в процессе филогенеза. Однако, исследуя адаптации этих организмов на уровне физиологических и биохимических процессов, необходимо четко определить причастность изучаемого вида или его переходной формы к различным компонентам внешней среды, а именно — в какой среде осуществляются фотосинтез, дыхание растений, из какой среды поглощаются и усваиваются элементы минерального питания.

Таким требованиям отвечает экологическая классификация Б.А.Федченко [250]. В ней все высшие водные растения разделены на 5 групп в зависимости от связи их вегетативных органов с воздухом, водой и грунтом:

1. **Земноводные растения.** Растут в воде, но значительная часть вегетативных органов выступает над ее поверхностью: рогоз тростник, стрелолист, сусак, камыш.

2. **Растения, укорененные на дне водоема, с плавающими на поверхности воды листьями:** лилия водяная, кубышка, орех водяной, некоторые виды рдестов.

3. **Укорененные растения с вегетативными органами, погруженными в воду:** большинство рдестов, наяда, уруть, валлиснерия, элодея.

4. **Растения без связи с дном, плавающие на поверхности воды:** ряска, водокрас, сальвиния, азолла.

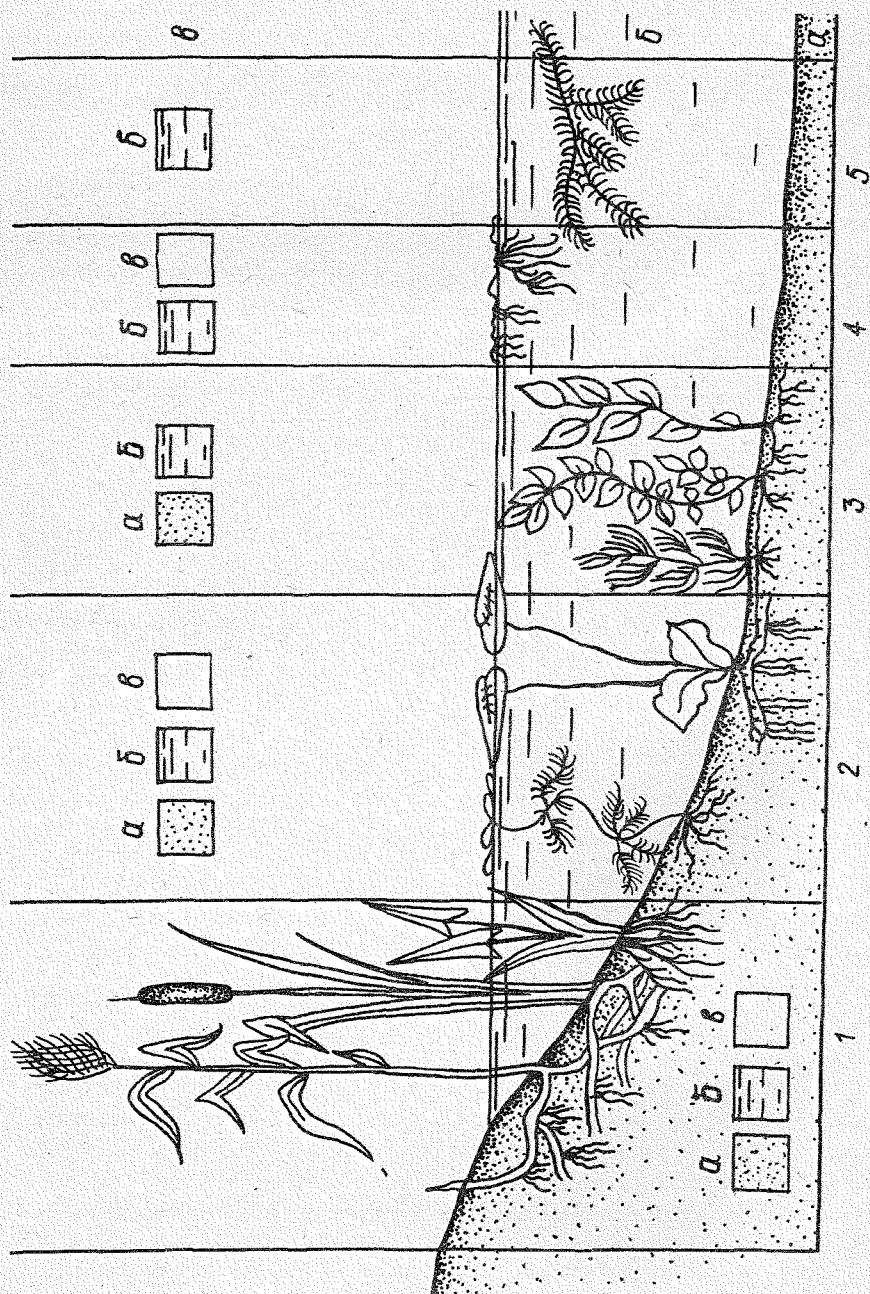
5. **Растения неукореняющиеся, полностью погруженные в воду:** роголистник, пузырчатка, альдрованда.

При проведении физиолого-биохимических исследований можно использовать и экологическую классификацию водных макрофитов А.П.Шенникова [267]. Он делит все высшие водные растения на 3 группы с 2 подгруппами, которые по сути эквивалентны толкованию групп в классификации Б.А.Федченко. Вместе с тем следует отметить, что названия экологических групп высших водных растений, сформулированные этими авторами, довольно громоздки. Для унификации и удобства при пользовании, мы упростили их, используя терминологию, предложенную И.М.Распоповым и сохранив исходный смысл классификации Б.А.Федченко и А.П.Шенникова (рис. 1).

1. Гелофиты.
2. Укорененные плейстофиты.
- ③ Укорененные гидатофиты.
4. Неукорененные или свободноплавающие плейстофиты.
5. Неукорененные гидатофиты.

Существенные различия физико-химических свойств внешней среды водных растений (воды, грунта и воздуха) обусловили возникновение у них специфических морфолого-анатомических и физиологических приспособлений, проявление которых зависит от уровня гидрофильности растений. Подробная характеристика химического состава и физических свойств воды, грунта и воздуха рассмотрены в ряде работ, посвященных вопросам общей экологии и экологии растений [45, 168, 267]. Здесь же мы коснемся лишь тех, которые в наибольшей степени определяют специфику обитания растений в водоеме и от которых зависят основные процессы метаболизма растений — фотосинтез, дыхание, водный режим, минеральное питание.

Вода в 800 раз плотнее воздуха, обладает высокой теплоемкостью (особенно в солоноватых водоемах), вследствие чего в водной среде относительно сглаживаются сезонные различия температурного воздей-



ствия на растения. В придонном слое обычно наиболее плотная и наименее холодная вода с температурой 4°C . Это свойство воды имеет большое значение для перезимовки вегетативных почек возобновления (турионов) или целых побегов многих водных растений — роголистника, рдестов, элодеи, водокраса, ряски и других видов.

Интенсивность света в воде уменьшается, поскольку часть проникающей солнечной радиации поглощается водной толщей, а часть отражается ее поверхностью. Кроме того, интенсивность света связана с прозрачностью воды, которая колеблется в широких пределах и зависит от наличия в воде взвешенных минеральных, органических веществ, интенсивности развития микроскопических планктонных организмов.

В водной толще и в воздушной среде существенно различается спектральный состав света. По мере прохождения через слой воды в световом спектре уменьшается доля красных лучей, обладающих наибольшей фотосинтетической активностью. Состав и интенсивность света в водоеме значительно изменяются с глубиной и в зависимости от цветности воды. Световой день в водоеме короче, чем на поверхности земли.

Водная среда отличается низким содержанием газов. По данным В. Стайлса [395], содержание газов в воде (мл) и воздухе (%) следующее:

воздух: N_2 — 78, O_2 — 21, CO_2 — 0,03;

100 мл воды при 20°C : N_2 — 1,25, O_2 — 0,635, CO_2 — 0,028.

Таким образом, на единицу объема водной среды приходится кислорода в 30 раз меньше, чем на единицу воздушной, т.е. одной из особенностей водного местообитания является выраженный в той или иной степени анаэробизм; содержание азота ниже в 60 раз, а углекислого газа — почти такое же или даже несколько выше. Количество растворенных в воде газов зависит от температуры и солености воды: с их увеличением содержание газов в воде уменьшается. В атмосфере все газы распределены равномерно, в то время как их концентрация в воде значительно колеблется в связи с низкими скоростями диффузии (в воде диффузия идет в 1000 раз медленнее, чем в газовой среде), обусловленными ее высокой плотностью. Кроме того, в воде стоячих или слабопроточных водоемов с низким содержанием кислорода могут присутствовать сероводород, который образуется при гниении белка, и метан, выделяющийся при разложении большого скопления клетчатки отмерших воздушно-водных растений.

Источником минерального питания для высших водных растений являются вода и донные отложения. В воде концентрация растворимых солей, необходимых для нормального роста и развития растений, всегда на порядок, а то и на несколько порядков ниже, чем в грунте,

Рис. 1. Экологические группы высших водных растений: 1 — гелофиты, 2 — укорененные плейстофиты, 3 — укорененные гидатофиты, 4 — неукорененные или свободноплавающие плейстофиты, 5 — неукорененные гидатофиты; а — грунт, б — вода, в — воздух

т.е. укореняющиеся растения имеют более благоприятные условия для поглощения и усвоения питательных веществ, чем растения, обитающие в толще воды или на ее поверхности. Вместе с тем неукорененные гидрофиты, как правило, не страдают от недостатка питательных веществ, вследствие того что вода обладает текучестью и процессы диффузии в водной толще происходят активнее, чем в иловых водах.

Итак, высшие водные растения, произрастающие в местах с избыточным увлажнением или непосредственно в воде, должны обладать рядом морфолого-анатомических особенностей, обеспечивающих им возможность нормально вегетировать в условиях водоема.

1. Гелофиты внешне мало чем отличаются от сухопутных растений. Побегов у них прямостоячие, поднимающиеся на ту или иную высоту над грунтом, в котором они укореняются, а если грунт покрыт слоем воды, то — и над водой. Фотоассимилирующие органы находятся в воздушной среде. Размножение в основном вегетативное. Все органы покрыты кутикулой и эпидермисом. Листья и зеленые стебли имеют устьица. У рогоза, например, их количество до $1300/\text{мм}^2$ [103], а у тростника — до 700 [57]. Мезофилл, как правило, разделен на столбчатую и губчатую ткани. Во всех органах хорошо развиты механические ткани. Сосудисто-волокнистые пучки стебля расположены по периферии поперечного сечения. Корневая система также хорошо развита. Вместе с тем для этой группы растений характерен и ряд морфологических и анатомических особенностей строения, присущих типичным водным растениям. Это, прежде всего, касается строения их корневой системы и некоторых анатомических структур.

Подземная часть ряда земноводных растений состоит из толстых корневищ, выполняющих роль запасного органа, и тонких придаточных корней, основной функцией которых является поглощение из внешней среды растворенных питательных веществ и воды [250, 318]. Поскольку у этих растений корневая система развивается и в грунте, и в воде, у нее возникли морфологические различия в строении отдельных гомологических структурных элементов. У рогоза, камыша и других растений придаточные корни, сходные своей этиологией (корневищные), отличаются степенью ветвления в зависимости от того, в какой среде они развивались — в водной или почвенной (рис. 2)¹ [59, 145]. У тростника и манника придаточные корни образуются также на стеблях в узлах междузлий, если заросли их покрыты достаточным слоем воды [108, 131, 377]. По степени ветвления придаточные стеблевые корни близки к придаточным корням корневищным, развившимся в воде (рис. 3) [144, 225]. Кроме того, у некоторых гелофитов на корнях нет корневых волосков (сусак зонтичный, белокрыльник болотный) [250, 267].

Наиболее характерным анатомическим признаком, отличающим земноводные растения от сухопутных, является хорошо развитая воз-

духоносная ткань — аэренхима, которая пронизывает все органы растений и обеспечивает лучший газообмен подземным органам, находящимся в затопленных грунтах с очень низким содержанием кислорода, а порой, с практически полным его отсутствием [57, 165, 166].

Метаболизм, и в частности газообмен, небольших, размером 2–3 см, почек возобновления тростника полностью зависит от материнского растения. На поперечном сечении такой почки хорошо видна покровная чешуя, в основном своем объеме заполненная паренхимной тканью с сосудисто-волокнистыми пучками в начале своего формирования (рис. 4,а). Видны формирующиеся наружное и внутреннее склеренхимные кольца. В самой почке клетки паренхимной ткани живые и заполнены протоплазмой. В сосудисто-волокнистых (проводящих) пучках еще не очень четко видны отдельные структурные элементы — ксилема и флоэма; сам пучок окружен склеренхимным кольцом. Воздушные ходы есть лишь в пучках в виде больших парных пустотелых сосудов.

В почке возобновления, размером 15–20 см, находящейся в состоянии перехода к самостоятельному фотосинтезу, в покровных чешуях в некоторых местах начинают образовываться воздушные полости за счет отмирания части клеток паренхимы (рис. 4, б). В молодых свернутых еще листовых пластинках воздухоносные сосуды окружают проводящие пучки.

На поперечном срезе взрослого активного фотосинтезирующего листа хорошо видны большие воздухоносные сосуды проводящих пучков (рис. 5). Во влагалище этой же листовой пластинки воздушные полости достигают огромных размеров (рис. 6,а). В стебле воздухоносная ткань также хорошо развита (рис. 6, б). В его коровом слое часть клеток отмерла и образовались большие межклеточные воздушные полости. Четко выражены воздушные сосуды в проводящих пучках. Часть основной центральной паренхимы разрушилась и стебель стал полым. Хорошо сформированы склеренхимное кольцо и обкладки механических тканей проводящих пучков. Проводящие пучки расположены, как и у сухопутных растений, по периферии стебля.

Воздушные полости и сосуды хорошо развиты и в корневище тростника (рис. 7,а). Центральная его часть — полая. Система механических тканей сильно развита. На поперечном срезе придаточного корня в коре между экзодермой и эндодермой расположены тонкостенные клетки паренхимы (рис. 7,б). Между клетками паренхимы в некоторых местах образовались крупные межклеточные воздухоносные каналы. В центральной части корня расположен осевой цилиндр, основную часть которого занимает проводящая система, состоящая из чередующихся групп — ксилемы и флоэмы. На наружной части корня видны корневые волоски. Воздухоносные ткани сильно развиты и у других гелофитов, например у камыша и сусака (рис. 8,а, б).

В молодых частях листьев рогоза широколистного часто встречаются клетки с игольчатыми кристаллами (рафидами). Неизвестно иг-

¹ Рисунки 2–8, 10, 12, 24–28, 39, 40 помещены на вклейке.

рают ли они определенную роль в метаболизме, в качестве его конечных продуктов, или являются нейтральными образованиями. Высказано предположение, что их наличие связано с процессами дифференциации тканей. Рафиды приводят к отмиранию клеток, в которых образуются [277]. Вследствие этого участки звездчатой паренхимы, окруженные контуром рафидоносных клеток, теряют контакт с живыми тканями листа и тоже отмирают. Отмершие клетки разрушаются, а на их месте возникает воздухоносная полость.

Таким образом, из всех структурных особенностей земноводных растений наиболее ярко выраженным признаком является хорошо развитая межклеточная воздухоносная система. В листьях, стеблях, цветоножках и корневищах она столь сильно развита, что видна даже невооруженным глазом. Очевидна и ее роль в обеспечении подводных органов воздухом, необходимым для дыхания. Для получения более точных сведений о степени развития аэренхимы некоторые широко распространенные водные растения были специально исследованы [8]. Полученные результаты свидетельствуют о том, что наибольшее количество воздуха содержится в камыше озерном, рогозе широколистном, частухе подорожниковой, стрелолисте стрелолистном (табл. 1). У камыша особенно богаты им стебли, у частухи и стрелолиста — черешки листьев. Корневища камыша относительно бедны воздухом. У рогоза воздух распределен по разным органам более или менее равномерно. Воздухоносные камеры у некоторых растений в целом достигают 70 % всего объема растений.

2. У укорененных плейстофитов стебель либо тонкий гибкий (рдест плавающий, рдест речной, орех водяной), либо превратился в толстое корневище, располагающееся горизонтально в донном субстрате (кубышка), либо имеет форму клубня (кувшинка). Корневище нимфейных — это видоизмененный стебель, выполняющий функцию органа, в котором откладываются запасные питательные вещества. В грунте растения удерживаются с помощью длинных корней. Сосуды в корневищах отсутствуют, а ксилема представлена кольчатыми или спиральными трахеидами [230]. В стеблях и корневищах проходит сложная система воздухоносных каналов. Механические ткани во всех органах развиты хуже, чем у земноводных растений.

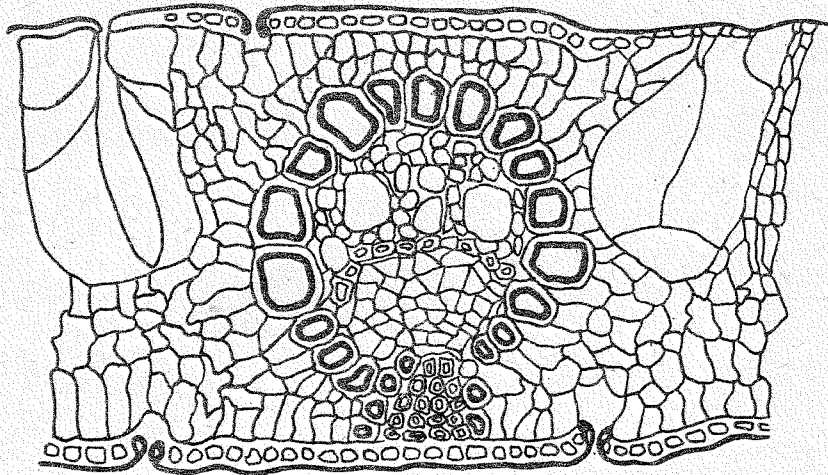
Водный образ жизни этой группы растений, постоянно связанный с дефицитом света и кислорода, привел к гетерофилии, т.е. к образованию у многих из них листьев двух типов — плавающих и погруженных.

Плавающие листья овальные (рдесты плавающий и речной), ромбические, неравно-зубчатые (орех водяной), очень крупные, глубоко сердцевидно-овальные (кубышка) и округло-овальные (кувшинка). Покрыты, как правило, восковым налетом или бугорчатыми выростами на эпидермальных клетках, что обуславливает им несмачиваемость, необходимую для обеспечения газообмена с атмосферой. Устьица имеют только на верхней части листа. У кубышки их около 400 на 1 мм²

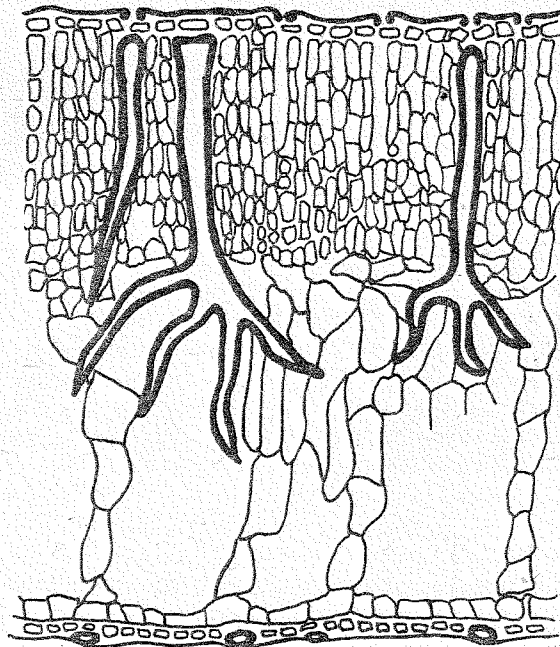
Таблица 1. Содержание воздуха в различных растениях (мл/г сырой массы) [8]

Растение	Орган	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Кувшинка чистобелая	Листовые пластинки	0,589	0,541	0,517	0,559
	Листовые черешки	0,285	0,317	0,288	0,326
	Корневища	0,400	0,401	0,398	0,328
Кубышка желтая	Листовые пластинки	0,367	0,399	0,443	0,260
	Листовые черешки	0,525	0,432	0,576	0,461
	Корневища	0,665	0,600	0,743	0,804
Камыш озерный	Надводные части стеблей	1,443	1,271	1,930	1,329
	Подводные части стеблей	0,810	1,333	1,089	2,100
	Корневища	0,356	0,372	0,278	0,245
Рогоз широколистный	Листовые пластинки	0,802	1,020	1,090	1,411
	Подводные части листьев	0,620	1,690	0,750	1,170
	Корневища	0,830	0,925	1,215	1,350
Частуха подорожниковая	Листовые пластинки	0,323	0,337	0,458	0,398
	Надводные части листовых черешков	1,667	1,720	1,287	1,771
	Корневища	0,811	0,960	0,470	0,410
Стрелолист стрелолистный	Листовые пластинки	—	0,298	0,315	0,323
	Надводные части листовых черешков	—	2,016	1,360	2,240
	Корневища	—	0,940	0,773	0,878
Телорез обыкновенный	Листовые пластинки	—	0,281	0,360	0,221
Сухопутные					
Мать-и-мачеха обыкновенная	Листовые пластинки	0,846	0,759	0,775	0,815
	Листовые черешки	0,055	0,032	0,051	0,045
	Корневища	0,077	0,074	0,079	0,062

листовой пластинки [103]. На нижней стороне листьев устьица отсутствуют, но есть особые толстостенные опробковевшие клетки — гидропоры, которые, вероятно, способствуют лучшему газообмену у растений, находящихся в тесном контакте с водной средой [246]. Толщина листовой пластинки в среднем 300—400 мкм, т.е. близка к таковой у воздушных листьев. Однако у некоторых видов, например у кубышки, она достигает 1 мм [174]. Толщина эпидермы по сравнению с мезофиллом невелика (15—30 мкм), что характерно для многих гелиофитов. Мезофилл хорошо делится на палисадную ткань, которая занимает около 1/3 толщины листовой пластинки, и губчатую, заполняющую остальную часть листа (рис. 9,б). В губчатой ткани у нижней стороны листа, непосредственно соприкасающейся с водной средой, развиваются крупные межклеточные полости (аэренхима). Система воздухоносных полостей в плавающих листьях и их черешках обеспечивает им интенсивный газообмен с погруженными органами растения и хорошую плаучесть.



а

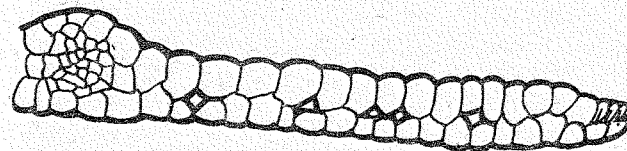


б

Рис. 9. Строение листьев высших водных растений, осуществляющих фотосинтез в различных средах: а — воздушный (тростник), б — плавающий на поверхности воды у укорененного плейстофита (кубышка), в — свободноплавающий лист (ряска), г — полностью погруженный (элодея) (X280)



в



г

Окончание рис. 9

Погруженные листья чаще бывают линейные, линейно-ланцетные (рдест плавающий, рдест речной, орех водяной), широко-ланцетные (кубышка), сердцевидно-стреловидные (кувшинка, ондинея). Листовые пластинки очень тонкие, не имеют кутикулы и покрыты однослойной эпидермой, толщина которой мало отличается от таковой плавающих и воздушных листьев. Между слоями эпидермы находится недифференцированный мезофилл, состоящий всего из 2 (кубышка, стрелolist) или 1 слоя клеток (болотноцветник, рдест узловатый). В мезофилле образуются воздушные полости, которые примыкают непосредственно к эпидерме. Размеры клеток эпидермы и мезофилла мало отличаются друг от друга, но в 3—5 раз крупнее клеток палисадной ткани плавающих и воздушных листьев [174]. Механические ткани во всех органах растений этой группы развиты хуже, чем у земноводных.

3. Укорененные гидатофиты под влиянием водной среды претерпели значительные морфолого-анатомические и функциональные изменения [45, 191].

У гидатофитов газообмен и минеральное питание происходят в водной среде при всасывании воды, растворенных в ней веществ и газов всей поверхностью. В связи с этим необходимость в устьицах, как в особом аппарате газообмена, исчезла. Транспирации у гидатофитов нет. Тем не менее у них удалось определить небольшое корневое давление [191]. Выделение же воды листьями осуществляется через апикальные отверстия или так называемые водные устьица (гидатоды). Ток воды через гидатоды (восходящий ток) транспортирует ассимиляты к различным органам растения, но он слаб.

У погруженных гидрофитов изменено строение покровных тканей. Отсутствует или слабо развита кутикула. Если кутикула есть, она чрезвычайно тонка и в ней (с помощью электронной микроскопии) обнаружено множество мелких пор, не препятствующих обмену веществ с окружающей средой. Кутикула и однослойный эпидермис водных растений в 5—20 раз более проницаемы для газов, чем у наземных расте-

ний [103]. Листья очень тонкие, широкие и плоские у широколистных рдестов, сильно рассечены на узкие лентовидные доли у узколистных рдестов или цилиндрические доли у урути, шелковника, лютика. Толщина плоских листьев 50–100 мкм, диаметр цилиндрических листьев — 150–200 мкм [174]. Такая форма листьев обеспечивает большую поглощающую поверхность при небольших запасах органической массы [45]. Под тонким эпидермисом расположен одно-двухслойный (рдесты) недифференцированный мезофилл, а у элодеи листовая пластинка состоит всего из двух слоев клеток (рис. 9,2). В листьях нет воздушных полостей, однако хорошо развиты межклетники. Наиболее характерной их особенностью является наличие хлоропластов в эпидерме, благодаря чему она выполняет не только покровную, но и ассимилирующую функцию [69, 174].

Корневая система этой группы растений развита слабо и, в основном, служит для прикрепления к субстрату. Ветвление корней слабое, у некоторых (уруть) отсутствуют корневые волоски.

В отличие от наземных растений у высших гидрофитов очень редуцированы механические ткани, расположены они в центре стебля (как у корней), в листьях — в их центральной жилке (рис. 10). Такое специфическое строение обеспечивает растениям прочность на разрыв и способствует сопротивлению тянущей силе водных течений.

Недостаток в воде кислорода обусловил развитие у растений аэренхимы. В ней накапливаются CO_2 и O_2 , образующиеся в процессе фотосинтеза и дыхания. Газом, придающим растениям хорошую плавучесть, наполнены до 75 % объема межклеточных ходов и внутренних полостей [103].

Растения этой группы достигли наивысшей степени гидрофильности в процессе опыления. Если у большинства водных растений цветки и соцветия возвышаются над уровнем воды и опыляются, как у наземных растений, насекомыми, ветром (частуха, лилия, турча, стрелолист, пузырчатка, рдесты, уруть), то для многих погруженных растений характерна гидрофилия, т.е. перенос пыльцы осуществляется на водной поверхности (элодея, валлиснерия, руппия) или в толще воды (взморники, наяда, некоторые виды болотника). Пыльцевые зерна гидрофилов имеют упрощенное строение. У некоторых видов они нитевидные (зостера) или, как обычно, сферические, но соединены студенистой массой в цепочковидные образования (талассия, солелюбка). Переносятся пыльцевые зерна водным течением, поэтому такая форма обеспечивает им наибольшую вероятность зацепиться за ветви, несущие рыльца [189].

4. Неукорененные плейстофиты (свободноплаваящие) составляют группу водных растений, у которых газообмен осуществляется, главным образом, в воздушной среде, богатой кислородом и с интенсивной инсоляцией, а минеральное питание — в водной, в которой по сравнению с донными отложениями относительно небольшие концентрации

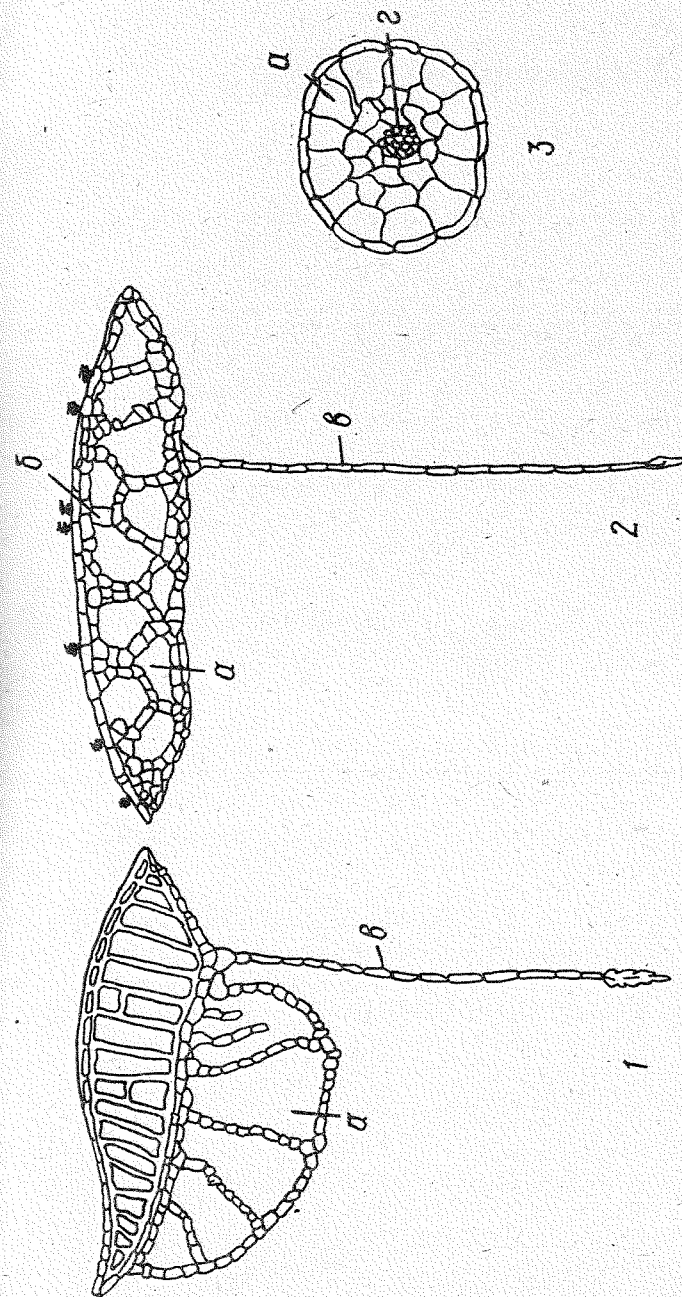


Рис. 11. Анатомическое строение: 1 — раски горбатой, 2 — раски малой, 3 — поперечный срез корешка раски малой; а — межклеточная полость, б — хлоренхима, з — центральный цилиндр

растворимых питательных солей, даже при самой высокой трофности водоема. У этих растений укороченный стебель, вследствие чего листья располагаются в виде розеток (водокрас, пистия, эйхорния), коротких веточек (сальвиния, азолла). У водокраса и азоллы под листьями в воду свисают слабоветвящиеся корни, не имеющие корневого чехлика. Сальвиния не имеет корней. Это маленькое, плавающее на поверхности воды растение с тонкими ветвистыми корневищами, с трехчленными мутовками листьев, каждая из которых состоит из пары плавающих овальных и одного погруженного, сильно рассеченного и густо покрытого волосками, листьев. Погруженные листья выполняют функцию отсутствующих корней [136].

В процессе эволюции наибольшей гидрофильности достигли рясковые. Это самые маленькие цветковые растения, свободноплавающие на поверхности воды. Тело у них не дифференцировано на стебель и лист, а представляет собой особую структуру, выполняющую функции обоих органов — так называемую листовую или листец¹ [121]. Тело ряски покрыто тонким эпидермисом, в котором на верхней стороне листеца расположено до 90–95 устьиц на 1 мм²; в нижнем эпидермисе устьица отсутствуют [236]. Листецы состоят в основном из паренхимальных клеток хлоренхимы, которые разделены большими межклеточными полостями, заполненными воздухом (рис. 11). У некоторых видов рясковых есть всего один корешок (ряска малая, ряска горбатая) или несколько (многокоренник), не имеющих корневого чехлика, а такие виды, как вольфия, ряска тройчатая, и вовсе утратили их. В имеющихся корешках проводящая система практически отсутствует, лишь у многокоренника имеются трахеиды.

5. Неукорененные гидатофиты — немногочисленная, но исключительно интересная группа растений. Жизнедеятельность их связана только с водной средой и лишь генеративные органы некоторых видов (пузырчатка, альдрованда) возвышаются над поверхностью воды. Основной же метаболизм осуществляется в водной толще.

Это растения с перисторассеченными очень тонкими листьями. Мезофилл не дифференцирован на палисадную и губчатую паренхимы. Не имеют корней. Иногда к этой группе относят элодею, так как у нее корни факультативны и она может хорошо развиваться в водоеме не укореняясь. У погруженных, не связанных с дном, растений проводящая система крайне редуцирована, у роголистника вообще нет ксилемы. На ее месте у него образуется полость за счет разрушения клеток, дающих начало ксилеме. Трахеиды утратили функцию проведения воды и превратились в нелигнифицированные запасующие клетки, в которых откладывается крахмал [230]. Флоэма, напротив, развита хорошо [55]. Цветет и опыляется это растение также под водой.

¹ В литературе тело ряски называют по-разному: филлокладий, фронт, щиток, пластинка, листец. Листец считают наиболее удачным термином, отражающим форму и функцию этого органа.

Механические ткани у растений этой группы практически отсутствуют, так как они обитают в водной толще как бы во взвешенном состоянии, не испытывая напряжений различного рода (течение, волнение), а высокая плотность воды хорошо удерживает их органы на плаву.

В эту же группу входят плотоядные растения, сочетающие с фотосинтезом потребление готовой органической пищи. Различные погруженные виды пузырчатки, альдрованда обитают в застойных водоемах или в воде торфяных болот, где содержание доступных для растений форм соединений различных химических элементов, необходимых для их жизнедеятельности, невелико. Приспособлением к обитанию в очень обедненном субстрате является способность питаться животной пищей — водными рачками, личинками комаров, инфузориями и другими мелкими обитателями водоемов. Для этого у них есть специальные ловчие органы, сформировавшиеся из листовых пластинок. В процессе переваривания с помощью специально вырабатываемых железистыми волосками пищеварительных ферментов, из пойманных животных организмов растение извлекает соли натрия, калия, магния, фосфора, азота, причем питательные вещества переносятся прямо к точкам роста растения, минуя фотоассимилирующие участки растений [58].

Деление растений на различные экологические группы относительно условно. Некоторые высшие водные растения (стрелолист, частуха, лютик водяной), в зависимости от глубины произрастания, образуют различные экологические формы, характеризующиеся соответствующими морфолого-анатомическими вариациями.

Например, горец земноводный у уреза воды или на небольших глубинах образует наземную форму с характерными признаками строения гелофитов. По мере продвижения заросли в сторону больших глубин, растения образуют переходную форму и, наконец, форму с плавающими листьями (рис. 12). Частуха подорожниковая и стрелолист стрелолистный на средних глубинах могут образовывать одновременно три типа листьев: воздушные (широколанцетные у частухи и стреловидные у стрелолиста), плавающие (продолговато-эллиптические у обоих видов) и водные (лентовидные также у обоих видов). Все эти три типа имеют и соответствующее анатомическое строение, отвечающее их образу жизни. Установлено, что смена жизненных форм у стрелолиста закодирована в его генотипе, а факторы внешней среды играют роль индукторов, побуждающих биохимические системы организма к действию по той или иной наследственной программе [56]. Земноводный образ жизни отразился и на общей организации этого растения. Прimitивные черты у него сочетаются с ультрасовременными (в эволюционном плане). С одной стороны, в листьях и стеблях отсутствуют сосуды и их функцию выполняют трахеиды — неспециализированные клетки. Это характерно для голосеменных более

примитивных растений. С другой — в семенах стрелолиста совершенно отсутствует эндосперм — запас питательных веществ, необходимых для развития зародыша, а это признак, свойственный лишь наиболее прогрессивным группам растительных организмов.

Итак, различия физико-химических свойств внешней среды обитания высших водных растений (воды, почвы, воздуха) создают для них резкоконтрастные условия кислородного, светового, температурного режимов, снабжения элементами углеродного и минерального питания. Это обуславливает возникновение у высших гидромacroфитов ряда внешних и внутренних адаптаций, которые сопровождаются соответствующими изменениями метаболизма и анатомо-морфологического строения. С увеличением гидрофильности растений, т.е. в направлении от группы воздушно-водных (гелофитов) к истинно водным (гидатофитам) в их растительных тканях возрастает доля воздухоносной ткани — аэренхимы, постепенно редуцируются покровные, механические ткани, проводящая система растений, упрощается строение фотоассимилирующих органов, корневой системы, вплоть до полного ее исчезновения. Некоторые высшие гидромacroфиты полностью утрачивают функционально обособленные вегетативные органы (лист, стебель, корень), приобретая вид так называемых листецов, имеющих очень простое анатомо-морфологическое строение, но выполняющих все физиологические функции утраченных органов. Перечисленные изменения в строении водных растений могут происходить не только у разных видов, населяющих либо прибрежную часть водоема, либо мелководья или растущие на достаточной глубине, но и у одного вида и даже одновременно у различных органов одного растения, в зависимости от того на какой глубине оно выросло, т.е. факторы внешней среды выполняют роль индукторов тех или иных изменений в их строении. Внешние и внутренние адаптации водных растений к условиям обитания в водоеме сопровождается соответствующими перестройками и на уровне метаболизма.

ГЛАВА 2. ФОТОСИНТЕЗ

Погруженные макро- и микрофиты являются одними из основных продуцентов органического вещества и утилизаторов энергии солнечной радиации нашей планеты. Из общего годового количества солнечной энергии на земную поверхность поступает около $20,934 \cdot 10^{23}$ кДж, из которых на участки Земли, покрытые растениями, а также на водоемы, с содержащейся в них растительностью, приходится около 40 %, т.е. $8,3736 \cdot 10^{23}$ кДж. Общее количество энергии, запасаемой ежегодно в продуктах фотосинтеза, $20,934 \cdot 10^{22}$ кДж, а количество фиксируемого за год углерода составляет примерно $17,4 \cdot 10^{10}$ т. Из них на долю растений суши приходится лишь около $1,9 \cdot 10^{10}$ т, а на долю организмов водоемов — $15,5 \cdot 10^{10}$ т [205]. "Рекордсменом" преобразования и накопления солнечной энергии среди растительности является тростник с КПД света до 4,8 % поглощенной ФАР [161]. Чистая продуктивность фотосинтеза тростника в низовьях Днепра достигает 7,75 — 9,26 г органического вещества в сутки на 1 м^2 листьев [108], в то время как у современных сортов двудольных сельскохозяйственных культур эта величина составляет 4—5, у злаков — 6—8 г органического вещества на 1 м^2 в сутки [132]. По сравнению с лесом, лугом, посевами риса более эффективно утилизируют солнечную энергию сообщества рогаза [389].

2.1. ИСТОЧНИКИ УГЛЕРОДА

По качественному и количественному содержанию углерода водная среда существенно отличается от воздушной. В атмосфере углерод находится в основном в форме двуокиси. В водной среде он представлен свободной CO_2 , биокarbonатными и карбонатными ионами. Соот-

ношение концентраций этих соединений определяется карбонатной системой с подвижным равновесием:



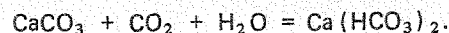
Угольная кислота имеет две константы диссоциации: первая — H_2CO_3 диссоциирует на HCO_3^- и H^+ и вторая (только в щелочных растворах), где HCO_3^- диссоциирует на CO_3^{2-} и H^+ . Так как водородные ионы участвуют в обеих ступенях диссоциации, концентрация каждого из компонентов карбонатной системы является функцией величины pH.

Вода, не содержащая CO_2 , имеет нейтральную реакцию. У большей части поверхностных природных вод слабощелочная реакция (pH морской воды 8,0–8,2, воды рек и пресных озер 6,8–8,5), поэтому бикарбонатные ионы в них — преобладающая форма углекислотных соединений. Так, при pH 8,0 свыше 97 % общего углерода представлено бикарбонатными ионами, а на свободную CO_2 приходится всего 2,4 %. При pH 8,5 двуокись углерода составляет менее 1 % [4].

В процессе фотосинтеза воздушно-водные растения и растения с плавающими листьями используют углекислоту воздуха в виде CO_2 , погруженные же растения окружены различными ее соединениями — CO_2 , H_2CO_3 , HCO_3^- , CO_3^{2-} , карбонатами и бикарбонатами. Установлено, что погруженные гидрофиты, являющиеся сугубо водными фотосинтетиками, используют в процессе ассимиляции углерода не только газообразную, растворенную в воде CO_2 . Источником углекислоты для их фотосинтеза могут быть и H_2CO_3 , HCO_3^- , CO_3^{2-} [147, 275, 334, 379].

В обычных условиях водоема с нейтральной и слабощелочной реакцией воды основным источником углерода для фотосинтеза погруженных высших растений являются свободная CO_2 и бикарбонаты [191, 192]. В процессе ассимиляции погруженные макрофиты используют вначале свободную углекислоту, а после того как запасы ее исчерпаются — углекислоту бикарбонатов. Недостаток углекислоты и избыток бикарбонатов способствуют образованию известковой корки на поверхности листьев, которая иногда погружает растения на дно, вызывая их преждевременную гибель. Поэтому лучшим источником углекислоты является свободная CO_2 , которая не вызывает неблагоприятного известкования гидрофитов. Иногда карбонатные осадки в общей фитомассе гидрофитов достигают 45,9 % абсолютной сухой массы [92]. Монокарбонаты Ca или Mg в водоеме редко бывают в избытке и являются самыми плохими источниками CO_2 , вследствие их плохой способности к диссоциации и гидролизу [191].

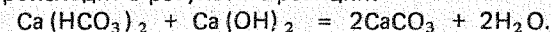
Фотоассимиляция различных форм неорганического углерода гидрофитами приводит к изменению карбонатного равновесия в воде. Последовательность их усвоения происходит следующим образом: если в воде много свободной CO_2 , то все карбонаты переходят в бикарбонаты:



Бикарбонаты в природных водах присутствуют всегда. При интенсив-

ном потреблении растениями свободной CO_2 последняя может исчерпаться, тогда растения начинают усваивать углекислоту бикарбонатов, что может снова привести к образованию карбонатов.

Растения активно поглощают растворимый $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ и выделяют эквивалентное количество $\text{Ca}(\text{OH})_2$, которая подщелачивает воду вокруг ассимилирующих листьев. Образование же карбоната или известки на листьях происходит в результате реакции:



Обычная концентрация CO_2 в воздухе 0,03 %. Даже при интенсивном освещении ее недостаточно для насыщения фотосинтеза наземных растений. Максимальным он бывает при содержании двуокиси углерода 0,1–1 %, а при 5 %-ной концентрации интенсивность фотосинтеза существенно угнетается [197]. Концентрация свободной CO_2 в поверхностных водах отличается от атмосферной: включая двуокись углерода в кислые и нейтральные соли, растворимость CO_2 увеличивается. Поэтому для погруженных растений, которые наряду с карбонатными ионами способны утилизировать и гидрокарбонатные, концентрация доступного углерода при pH 8,0 нередко достигает 4,5 % [147]. При этом интенсивность фотосинтеза растений не снижается. Элодея, например, переводит гидрокарбонаты в гидраты окиси и, таким образом, усваивает до 90 % всей углекислоты, присутствующей в водоеме [379].

2.2. МЕХАНИЗМ ПРОНИКНОВЕНИЯ УГЛЕРОДА В ФОТОАССИМИЛИРУЮЩИЕ ТКАНИ И КЛЕТКУ

Для осуществления фотосинтеза высшие водные растения поглощают неорганический углерод из внешней среды: гелофиты — из воздушной, гидатофиты — водной, а плейстофиты — воздушной и водной одновременно. Определенное количество углерода усваивается из внутренних резервов растения, т.е. за счет CO_2 , образующейся в митохондриях в процессе дыхания. Однако ее доля в общем количестве усвоенного углерода незначительна и не приводит к увеличению общего содержания углерода в биомассе растений.

Усвоение неорганического углерода из внешней среды приводит к снижению его количества в непосредственной близости от растений, т.е. возникает градиент концентрации, обуславливающий диффузию двуокиси углерода из области высокой в область низкой концентрации. Вместе с тем диффузионный ток, направленный к растению, испытывает на своем пути определенное сопротивление, которое в воде в 10 тыс. раз больше, чем в воздухе. Скорость диффузии CO_2 в воздухе и в воде можно охарактеризовать коэффициентами диффузии (K) для этих

двух сред [255]. Для CO_2 в воздухе при температуре 20°C и давлении в 1 бар $K=0,160\text{ см}^2\cdot\text{с}^{-1}$; соответствующее значение для CO_2 в воде — $0,160\cdot 10^{-4}\text{ см}^2\cdot\text{с}^{-1}$. Поступление CO_2 в ассимилирующие ткани зависит также от наличия тонкого неподвижного или, как его еще называют, "невозмутимого" слоя раствора (или воздуха) вокруг растительных органов. Концентрация CO_2 в этом слое у поверхности ассимилирующих органов отличается от таковой в омывающей лист воде или обдуваемом его воздухе. Это связано с тем, что ветер или течение обтекают поверхность листа лишь в его пограничном слое, в котором сохраняется ламинарное движение. Диффузия в этом слое характеризуется обычным коэффициентом диффузии. За его пределами движение турбулентное. Быстрое перемешивание усиливает скорость переноса CO_2 и характеризуется коэффициентом турбулентной диффузии, который увеличивается при увеличении скорости ветра или течения и шероховатости поверхности [255].

Эффективная толщина неподвижного слоя зависит от размеров организма и интенсивности перемешивания воды или воздуха. Толщина пограничного слоя, окружающего воздушные листья, 1 мм [255], а водные — 103–155 мкм [344]. Предполагают, что наличие неподвижного слоя ограничивает транспорт различных форм неорганического углерода и через мембраны клеток [393].

При использовании в процессе фотосинтеза HCO_3^- pH воды у верхней стороны листа может достигать до 11, а при использовании CO_2 — только до 9,2 [366]. Изменение pH и обеднение воды бикарбонатами тем сильнее, чем меньше диффузионные токи и перемешивание воды [318]. Одни исследователи объясняют это явление тем, что поглощение гидрокарбонатных ионов осуществляется нижней стороной листа [284]. При этом выделяется эквивалентное количество $\text{Ca}(\text{OH})_2$ его верхней стороной, изменяя тем самым pH воды вокруг ассимилирующей ткани. Другие предполагают, что при обеспечении бикарбонатом нижней стороны листа поглощение бикарбоната или CO_2 его верхней стороной прекращается [327]. Происходящее увеличение pH на свету над верхней частью листа связано с выделением ионов гидроксила, образующегося в процессе фотосинтеза. По мнению этих исследователей, поглощение бикарбоната листьями приводит к концентрации CO_2 в тканях листа. Вместе с тем новыми методами с применением чувствительных приборов доказана способность рдеста блестящего поглощать HCO_3^- и верхней поверхностью листа при отсутствии HCO_3^- в растворе под листом, т.е. "полярность" листа не является абсолютной и обусловлена различным сопротивлением диффузии разных сторон листа [326].

Согласно последним данным, утилизация HCO_3^- в ходе фотосинтеза гидрофитов осуществляется с помощью светозависимого H^+ -насоса [367]. При этом отмечается важность окислительно-восстановительных процессов для электрогенной активности клеток, которая подав-

ляется анаэробизмом и KCN, но не сопровождается снижением уровня АТФ [341]. Это свидетельствует о том, что участие АТФ в энергообеспечении электрогенных H^+ -насосов не обязательно, хотя и не отвергает ее необходимость для их функционирования.

Фотоиндуцированный сдвиг pH (подщелачивание среды клетками водных растений) представляет собой интегральное выражение функционирования таких мембранных систем растительной клетки, как мембраны тилакоидов, оболочки хлоропластов, плазмолеммы и тонопласта. Движущей силой переноса углеродного субстрата в строму хлоропласта является градиент pH по обе стороны внутренней мембраны его оболочки [409]. Последовательность процессов, приводящих к подщелачиванию, состоит в следующем: свет приводит в движение электроны и закачивание протонов из стромы в полость тилакоида, что сопровождается подкислением (до pH 5,5) внутритилакоидного пространства и одновременным подщелачиванием (до pH 8,5) стромы хлоропласта [260]. Величина pH цитоплазмы на свету повышается (вслед за подщелачиванием стромы), но не достигает значения pH стромы и составляет 8,0–8,4 [310].

Подщелачивание цитоплазмы, в свою очередь, вызывает подщелачивание среды, а градиент pH между цитоплазмой и средой вызывает встречный перенос HCO_3^- и OH^- через плазмолемму [342]. Такой последовательностью процессов в клетке обеспечиваются перенос и оптимальное накопление HCO_3^- в строме, цитоплазме и водной среде после поглощения атмосферной двуокиси углерода. Пресноводные растения в процессе эволюции приобрели и различные механизмы энергообеспечения транспорта HCO_3^- через плазмолемму [343]. Имеются также данные об электрогенном переносе ионов HCO_3^- через плазмолемму в нейтральной форме, симпортно с протоном. У некоторых растений транспортируемой формой неорганического углерода является CO_2 , образуемая из HCO_3^- в клеточной стенке. Установлено, что есть растения, у которых транспорт бикарбоната в клетки происходит по принципу антипорта с ионами OH^- , осуществляемого транспортной системой, локализованной в плазмолемме. Существующие данные позволяют сделать вывод, что у большинства растений системы переноса HCO_3^- и OH^- в мембране разделены. При таком разделении распределение по поверхности плазмолеммы активно действующих транспортных систем для ионов OH^- регулируется и контролируется внутриклеточным метаболизмом [343]. Одним из таких механизмов, облегчающих диффузию углерода в клетке, может быть действие фермента карбоангидразы. Физиологическая роль этого фермента определяется осуществлением первого этапа фиксации CO_2 , а именно, в катализе реакции гидратации и дегидратации углекислоты ($\text{H}_2\text{CO}_3 = \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$), а также облегчении транспорта углерода путем образования в межклеточных ходах и цитоплазме легко диффундирующей формы углерода CO_2 (или активного переноса ее молекул) [402].

Сравнение активности карбоангидразы у четырех групп высших водных растений, различающихся условиями обитания, показало, что по мере возрастания гидрофильности растений активность фермента снижается. Однако попытка обнаружить корреляцию между активностью карбоангидразы и концентрацией CO_2 внутри воздухоносных полостей водных растений не нашла подтверждения, так как содержание углекислого газа в аэренхиме гелофитов и укорененных плейстофитов было очень низким, а у укорененных и неукорененных гидатофитов изменялось в широких пределах [406].

2.3. АССИМИЛЯЦИОННЫЙ АППАРАТ И УСВОЕНИЕ УГЛЕРОДА

Ассимиляционный аппарат высших водных растений по мере увеличения их гидрофильности приобретает ряд специфических черт как на тканевом, так и на клеточном и субклеточном уровнях.

У различных надводных листьев (воздушных и плавающих), функционирующих в воздушной среде, ассимиляционная ткань хорошо дифференцирована на палисадную и губчатую. У листьев гидатофитов мезофилл не дифференцирован и у многих видов представлен 1–2 слоями клеток. Различные листья отличаются плотностью упаковки ассимиляционной ткани. Надводные листья имеют более компактное строение по сравнению с погруженными. Количество клеток мезофилла в 1 см^2 листа у надводных листьев — $12 \cdot 10^5$ — $22 \cdot 10^5$, а у погруженных — $2 \cdot 10^5$ — $3 \cdot 10^5$ [174].

Фотосинтетической единицей в клетке высших растений является хлоропласт. Принцип строения хлоропластов и система фотосинтетических мембран у всех высших растений имеют общие черты. У разных видов растений или у одного вида под влиянием различных экологических факторов (в том числе и в результате перехода к обитанию в воде) изменяются лишь количество хлоропластов (в клетке или в единице площади листовой поверхности), их размер, число ламелл в каждом из них.

Объем хлоропластов в клетках надводных и подводных листьев почти одинаков и отличается только у разных видов растений [70, 155]. Существуют данные, свидетельствующие о том, что у гидатофитов размер пластид, даже в пределах одного вида, может изменяться с глубиной. Так, объем хлоропластов у рдеста блестящего, произрастающего на глубине 1 м — $43,15 \text{ мкм}^3$, а на глубине 2 и 3 м — соответственно 59,14 и $70,39 \text{ мкм}^3$. Предполагают, что увеличение с глубиной объема хлоропластов может быть связано с набуханием интергрануляр-

ного вещества стромы и расхождением гранул на большее расстояние [42].

По количеству хлоропластов в одной клетке надводные и подводные листья отличаются незначительно. Однако содержание хлоропластов в единице площади листовой поверхности у надводных листьев на порядок выше, чем у подводных. Объемная плотность хлоропластов у этих листьев различается меньше, но характер различий остается тем же. Суммарная поверхность хлоропластов в 1 см^2 надводных листьев также больше, чем у подводных [69].

Обеспеченность клетки метаболитами и субстратами дыхания, АТФ, НАДФН⁺ за счет деятельности пластид характеризует величина объема клетки, соответствующая одному хлоропласту. У подводных листьев она в несколько раз, а иногда и на порядок выше, чем у палисадных клеток надводных и в 3 раза выше, чем у семенных растений в целом [65]. Другим выражением этого же признака является относительный объем хлоропласта, т.е. отношение суммарного объема хлоропластов к объему клетки (%). У надводных листьев этот показатель значительно выше (9–16 %), чем у подводных (1–3 %) [174]. В свою очередь у подводных листьев он гораздо ниже, чем у многих растений затененных мест обитания [86].

Характер освещения влияет на физиологическое состояние хлоропластов всех других растений свойственен фототаксис, или как его еще называют "тактическая" реакция на изменение освещенности. Передвижение хлоропластов в клетке, независимо от тока цитоплазмы, важно для погруженных гидрофитов, находящихся в условиях пониженной инсоляции. Располагаясь ближе к поверхности листовой пластинки или к стороне клетки, повернутой к источнику света, они влияют на оптические свойства листа, а следовательно, на интенсивность и продуктивность фотосинтеза.

Фотоориентация хлоропластов зависит от направления действующего света. Внутриклеточные градиенты концентраций АТФ, возникающие в связи с неравномерным освещением различных участков клетки у валлиснерии, приводят к изменению вязкости протоплазмы и обуславливают ориентационные движения ее пластид [324].

В условиях эксперимента у ряски трехдольной, адаптированной в течение 12 ч к темноте, все пластиды расположились параллельно клеточным стенкам. Непрерывное освещение этих растений и освещение импульсами синего света (максимум при 450 нм) различной интенсивности вызвало перемещение хлоропластов в сторону источника света. Однако изменения ориентации хлоропластов, индуцируемые светом различной интенсивности, полностью обратимы в темноте [414].

Характер освещения влияет на физиологическое состояние хлоропластов. У элодеи выявлено активизирующее действие света после темноты. Под влиянием света, частично обеспоживаются хлоропласты, что защищает от окисления их липоидную фазу, в которой происходят

процессы восстановления. Под воздействием темноты, наоборот, хлоропласты утрачивают восстановительные свойства в связи с возрастающим их обводнением [20].

Повышенная температура, как и снижение обводненности хлоропластов, изменяет кинетику их движения в цитоплазме. Наиболее высокая скорость движения хлоропластов наблюдается при температуре 35 °С. Именно в интервале температур 30–35 °С предполагается связь между высокой скоростью их движения и наивысшей интенсивностью фотосинтеза. При температуре 40–48 °С и снижении обводненности хлоропластов происходит уменьшение скорости их перемещения, что объясняют дефицитом АТФ, возникающим в них под влиянием обезвоживания [39].

Движение хлоропластов в клетках погруженных гидрофитов изменяется и под влиянием различных химических соединений. Это могут быть вещества природного происхождения, в том числе содержащиеся в экстрактах, из самих высших водных растений [153], а также искусственно синтезированные человеком. Так, полная остановка движения хлоропластов у элодеи канадской под влиянием гербицида 2,4-Д происходит при концентрации раствора $4,5 \times 10^{-3}$ М в течение 15–20 мин, а при концентрации $4,5 \times 10^{-4}$ М – 60 мин. Погружение элодеи в раствор АТФ усиливает движение хлоропластов, а при чередовании действия 2,4-Д и АТФ происходит сначала замедление, а затем увеличение скорости их движения. Причину снижения движения хлоропластов под влиянием 2,4-Д объясняют снижением в них запаса АТФ [124].

В гранах хлоропластов (а именно в их тилакоидах) сосредоточены фотосинтетические пигменты. У высших водных растений основную функцию фотоассимиляции выполняют хлорофиллы и каротиноиды. Их содержание и соотношение в растениях различны и специфичны для каждого вида и зависят также от конкретных экологических условий произрастания (табл. 2). Растения с *надводными* листьями (воздушными и плавающими), фотосинтез которых осуществляется в атмосфере, содержат большее количество хлорофилла *а*, чем хлорофилла *в*. Соотношение этих пигментов составляет 2,7–4,3, что характерно для светлюбивых растений. У листьев гидатофитов соотношение хлорофиллов *а* : *в* значительно ниже, чем у надводных (1,39–2,3), и более свойственно организмам, произрастающим в условиях рассеянного света.

Количество зеленых пигментов в *плавающих* и *погруженных* листьях гетерофильных растений различно. Ферментативно выделенные фотосинтетически активные клетки плавающих листьев рдеста речного содержат приблизительно 25 % хлорофилла, а клетки погруженных листьев лишь 3 % [374]. Вместе с тем количество хлорофилла в одном хлоропласте погруженных листьев в 2 раза больше, чем у хлоропластов надводных (рис. 13). Особенности адаптации к световому режиму в водоеме у погруженных гидрофитов, имеющих лентовидные листья,

Таблица 2. Содержание фотоассимилирующих пигментов в высших водных растениях (мг/г сухой массы)

Растение	Хлорофилл		a + в	Каротиноиды	a/в	a+в / каротиноиды
	a	в				

Гелофиты						
Тростник обыкновенный	14,8	3,8	18,6	7,1	3,8	2,5
Рогоз узколистый	12,6	3,5	16,1	6,5	3,5	2,4
Ежеголовник ветвистый	10,8	3,9	14,7	6,2	3,9	2,3
Стрелолист стреловидный	13,5	3,8	17,3	8,7	4,0	1,9
	8,2	2,4	10,6	5,2	3,3	2,0
Укорененные плейстофиты						
Кубышка желтая	5,8	1,8	7,6	3,6	3,0	2,0
Рдест плавающий	—	—	9,3	3,9	4,3	2,3
Болотноцветник щитовидный	8,4	1,9	10,3	4,7	3,8	2,1
Орех водяной	4,2	1,2	5,4	—	3,4	—
Свободноплавающие плейстофиты						
Водокрас обыкновенный	7,2	2,7	10,1	4,6	2,7	2,1
Многокоренник обыкновенный	9,2	3,4	12,6	6,4	2,6	1,9
Укорененные гидатофиты						
Рдест пронзеннолистный	9,0	3,9	12,9	3,4	2,3	3,7
Рдест курчавый	10,3	5,3	15,5	4,5	1,9	3,4
Рдест гребенчатый	12,2	8,7	20,9	4,8	1,3	4,3
Уруть колосистая	8,4	5,8	14,2	3,5	1,4	4,0
Неукорененные гидатофиты						
Роголистник темно-зеленый	8,6	4,6	13,2	3,1	1,8	4,1

проявляются и в существовании градиента концентрации пигментов вдоль листовой пластинки. Содержание хлорофилла в листе взморника увеличивается от его основания к верхушке [354].

Количество зеленых пигментов у водных растений значительно изменяется на протяжении вегетационного сезона. Самое высокое содержание хлорофиллов в середине лета (июль-август), т.е. в период максимального развития растительной массы. В конце августа содержание хлорофилла резко снижается, но возрастает содержание фео-пигментов. Эта закономерность особенно четко проявляется у погру-

женных гидрофитов — рдеста пронзеннолистного и рдеста блестящего [292]. Установлено, что отношение хлорофилл *a* : феопигмент может быть индикатором процесса естественного отмирания растений в конце вегетации и их разложения. Отношение хлорофилл *a* : феопигмент меньше единицы указывает на преобладание процессов деструкции органического вещества над его продукцией.

На содержание зеленых и желтых пигментов в растениях существенно влияет освещенность водоема. В водной толще преобладают коротковолновые лучи, интенсивно поглощаемые каротиноидами и фикобилинами. Каротиноиды — наиболее распространенная группа пластидных пигментов. Для высших растений основными являются α - и β -каротины, лютеин, лютеин-эпоксид, виолаксантин, неоксантин, зеаксантин.

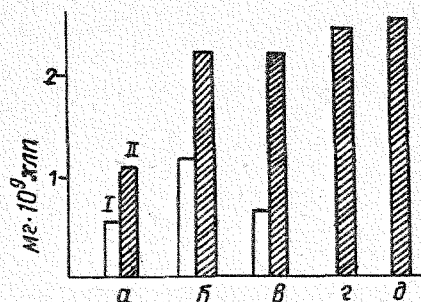


Рис. 13. Содержание хлорофилла в листьях гетерофильных (а — кубышка, б — рдест речной, в — телорез) и погруженных (з — рдест пронзеннолистный, д — рдест курчавый) высших водных растений [70]; I — плавающие листья, II — погруженные листья

У гидатофитов по сравнению с гелофитами содержание каротиноидов выше и, вероятно, является одной из адаптивных реакций растений, направленных на более эффективное использование рассеянной лучистой энергии для осуществления фотосинтетических процессов.

Изучая действие света на синтез основных каротиноидов (каротина, лютеина, эпоксилутеина, виолаксантина, неоксантина) у многокоренника обыкновенного на фоне различных источников углерода, отмечено снижение содержания каротиноидов, особенно β -каротина, в этиолированных растениях. Кинетика включения C^{14} в каротин и лютеин показала, что при незначительном изменении количества этих пигментов снижение радиоактивности каротина сопровождается увеличением радиоактивности лютеина и наоборот [351].

При освещении растений "белым светом" (точнее — полным светом лампы накаливания) количество виолаксантина уменьшается, а лютеина увеличивается в сравнении с темновыми опытами. При освещении растений красным светом концентрация виолаксантина в большинстве

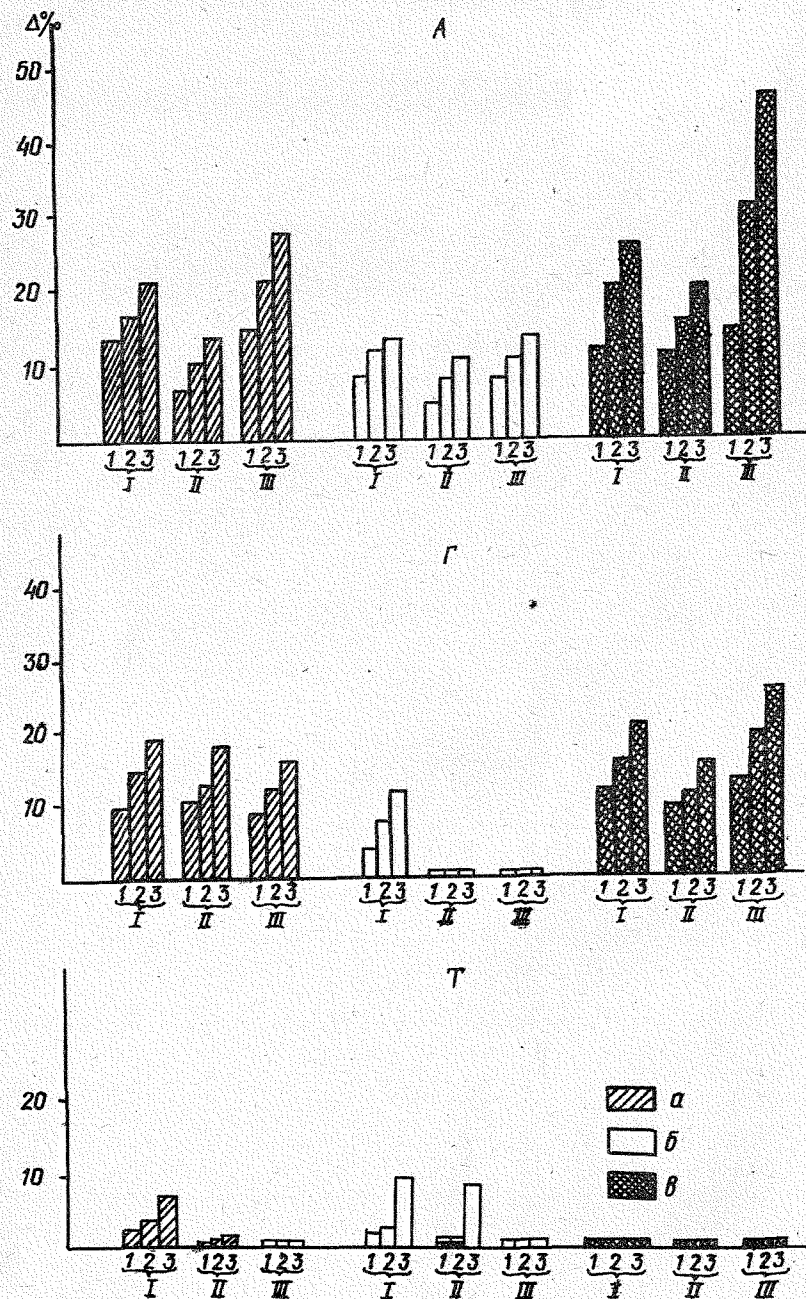
случаев увеличивается. При освещении синим светом выделение O_2 в 4–20 раз слабее, чем красным светом. Это объясняется, вероятно, наличием фотостимулированного поглощения O_2 в этой области [117].

Интенсивность света, регулирующая концентрацию отдельных пигментов, не коррелирует с интенсивностью выделения O_2 как на белом, так и на красном и синем участках спектра. С увеличением концентрации виолаксантина при освещении красным светом происходит активный процесс выделения фотосинтетического O_2 . Это свидетельствует об ускорении процесса эпиксидации ксантофиллов, в то время как при освещении белым светом он идет постоянно, а синим — преобладает процесс дезэпиксидации (уменьшения количества виолаксантина). Особенности соотношения интенсивности световой реакции превращения ксантофиллов и интенсивности выделения O_2 элодеей определяются, по-видимому, переносом электронов от H_2O на ксантофиллы (использование восстановительной силы) и зависят от спектрального состава света [116, 117].

В последние годы проведены исследования световой регуляции биосинтеза основных полипептидов хлоропластов плейстофитов. Показано, что освещение растений ярким горбатым приводит к повышению содержания и-РНК, участвующей в синтезе белковой части светособирающего пигмент — белкового комплекса. После помещения растений в темноту уровень и-РНК в ткани снижается в течение 4 сут, т.е. светозависимые изменения концентрации и-РНК опосредованы фитохромной системой [398].

✓ Концентрация фотоассимилирующих пигментов у высших водных растений зависит от условий минерального питания. В вегетационном опыте с тростником обыкновенным показано, что различное сочетание азота, фосфора и калия в питательной смеси, на которой выращивались растения, влияет на общее содержание отдельных групп пигментов пластид в единице сухой массы растительных тканей и их соотношение. Поочередное исключение из питательной смеси азота, фосфора и калия привело к существенному снижению в листьях тростника хлорофилла *a*, в то время как снижение хлорофилла *b* наблюдалось только при исключении азота [151].

Растворимые низкомолекулярные органические соединения (аминокислоты, углеводы, органические кислоты, витамин), всегда присутствующие в том или ином количестве в природных водах, также оказывают воздействие на формирование ассимиляционного аппарата водных растений [220]. Показано, что в условиях эксперимента аминокислоты (аланин, глютаминовая кислота, триптофан) в концентрациях обычных для природных вод и намного превышающих их стимулируют образование зеленых и желтых пигментов у тростника и многокоренника и снижают у рдеста пронзеннолистного. Это влияние на накопление хлорофилла *a* более заметно, чем на накопление хлорофилла *b*. У тростника на протяжении вегетационного сезона действие



экзогенных аланина и глютаминовой кислоты наиболее ощутимо в периоды интенсивного развития листовой поверхности и к моменту выброса метелки (рис. 14); триптофан не оказывает существенного влияния на его хлорофилло- и каротиногенез.

Таким образом, мезоструктура фотосинтетического аппарата и функциональная активность его отдельных элементов у высших водных растений различных экологических типов существенно различаются.

Воздушные и плавающие листья относительно толстые, мезофилл хорошо дифференцирован на палисадную и губчатую ткани и состоит из мелких плотно расположенных клеток. Хлоропласты также мелкие и их количество на единицу площади листа на порядок выше, чем у погруженных листьев. Состав пигментов пластид, их количество и соотношение отдельных групп характерны для мезофитов, обитающих на суше.

Погруженные листья очень тонкие, состоят из нескольких или одного слоя недифференцированного мезофилла. Клетки листовой паренхимы крупные, хорошо развиты межклеточные пространства. Хлоропласты также крупные и их количество на единицу площади и объема листа меньше, чем у надводных листьев. Характерной чертой гидатофитов является наличие хлоропластов в эпидерме листа, а также их количество в одном слое клеток мезофилла, если он не однослойный. Преимущественное расположение пластид у внешней стороны листа или его клеток обусловлено не только необходимостью более эффективного поглощения слабого света на глубине, но и условиями режима углекислого газа, так как его диффузия в клетки листа затруднена. Содержание фотоассимилирующих пигментов на единицу площади погруженного листа ниже, чем у надводных листьев, а количество хлорофилла в 1 хлоропласте погруженных листьев в 2 раза больше, чем у хлоропластов надводных. Многие погруженные гидрофиты содержат большое количество каротиноидов, которые обеспечивают более полное поглощение коротковолновой части рассеянной в водной толще лучистой энергии.

Сочетание всех характеристик ассимиляционного аппарата листьев высших водных растений определяет их оптические свойства — поглощение, пропускание и отражение солнечного света (табл. 3). Листья водных растений, расположенные в воздушной среде, по своим оптическим свойствам не отличаются от мезофитов, обитающих на суше, что обусловлено их общим положением по отношению к свету; листья

Рис. 14. Влияние экзогенных аминокислот на содержание фотоассимилирующих пигментов в листьях тростника обыкновенного ($\Delta\%$ контроля): I — период энергичного развития листового аппарата, II — период интенсивного образования побегов, III — выметывание метелок.

Концентрация аминокислоты: 1 — $25 \cdot 10^{-6}$ М, 2 — $142 \cdot 10^{-6}$ М, 3 — $428 \cdot 10^{-6}$ М; а — хлорофилл а, б — хлорофилл б, в — каротиноиды; А — аланин, Г — глютаминовая кислота, Т — триптофан

Таблица 3. Поглощение лучистой энергии листьями водных растений [274]

Растение	Поглощение солнечной радиации (400–720 мμ), % падающей	Отношение отражения к пропусканию при 550 мμ (R/T)
Гелофиты		
Тростник обыкновенный	86,5	1,3
Рогоз узколистный	82,0	3,4
Стрелолист стрелолистный	79,4	2,3
Белокрыльник болотный	77,5	0,9
Плейстофиты		
Кубышка желтая	81,0	1,5
Орех водяной	80,3	0,8
Болотноцветник	78,2	1,8
Водокрас	69,8	1,3
Рдест плавающий	77,5	0,8
Кувшинка чистобелая	88,6	1,9
Гидатофиты		
Рдест длиннолистный	48,1	0,2
Рдест блестящий	77,5	1,0

погруженных гидрофитов близки к теневым растениям, обитающим под пологом леса [196].

Изменения структурно-функциональных характеристик надводных и подводных листьев высших водных растений обусловлены спецификой водного местообитания и рассматриваются как проявление регуляции функции ассимиляции неорганического углерода на морфогенетическом уровне [156]. Оптимизация и адаптация фотосинтетического аппарата гидрофитов при различных экологических режимах, а именно формирование оптической системы "лист-пластида-пигмент", осуществляются в направлении увеличения поглощения солнечной энергии в физиологической области спектра [274], который в воздушной и водной средах качественно и количественно существенно различается [70]. Подтверждением сказанного является сходство структуры и функциональной активности ассимиляционного аппарата ювенильных погруженных листьев гетерофильных растений с листьями погруженных гидрофитов (рис. 13) с одной стороны, и их плавающих и воздушных листьев с листьями гелофитов и мезофитов — с другой, т.е. в пределах одного растения наблюдаются все переходные этапы морфолого-анатомических и физиологических адаптаций от растений суши к истинно водным организмам. С этой точки зрения еще более интересен факт существования экологической пластичности ассимиляционного

аппарата даже в пределах одного листа, например у телореза. В онтогенезе это растение начинает развиваться в водной толще, а затем всплывает на поверхность таким образом, что приблизительно 1/3 каждого листа выступает над водой. Выход листьев из водной среды сопровождается соответствующими перестройками его ассимиляционного аппарата и на одном листе обнаруживаются все различия, присущие надводным и подводным листьям [70].

Биохимические свойства фотосинтезирующей системы высших водных растений различных экологических типов существенно не отличаются, хотя наблюдаются некоторые специфические адаптации, связанные, по-видимому, с недостатком свободной углекислоты в воде. Высшие растения по типу углеродного метаболизма делятся на три группы: C_3 -, C_4 - растения и растения с обменом кислот по типу толстянковых (CAM-метаболизм). Для всех растительных организмов универсальным путем восстановления углекислоты является цикл Кальвина или C_3 -цикл, при котором в качестве первичного продукта фотосинтеза образуется трифосфоглицериновая кислота (ФГК) [297]. В давние геологические эпохи, когда в результате интенсивного фотосинтеза растений [24] в атмосфере, снизилась концентрация CO_2 в процессе эволюции растений возник C_4 -путь, который существует как надстройка к C_3 -циклу, а именно: C_4 -растения синтезируют C_4 -кислоты (малат и аспартат), которые служат источником CO_2 в цикле Кальвина [324]. C_4 -метаболизм наблюдается у растений, фотосинтез которых более эффективен (в 2 с лишним раза) в отличие от C_3 -растений, которые относятся к менее эффективной группе и теряют при световом дыхании (фотодыхании) до половины всего углерода, ассимилированного в процессе фотосинтеза.

Растения с обменом кислот по типу толстянковых с участием фермента фосфоенолпируват (ФЕП)-карбоксилазы ночью фиксируют CO_2 с образованием C_4 -кислоты (яблочной). Затем днем яблочная кислота декарбоксилируется, а отщепившийся от нее CO_2 с помощью рибулодифосфат (РудФ)-карбоксилазы включается в цикл Кальвина с образованием фосфоглицериновой кислоты (ФГК) и сахаров. Этот путь превращений называется CAM-метаболизм. Его считают уникальным механизмом фотосинтеза, обеспечивающем фиксацию CO_2 в темноте благодаря существованию челночного механизма, перекачивающего CO_2 от C_4 - к C_3 -системе. Этот приспособительный механизм крайне важен для выживания растений в неблагоприятных условиях [54].

Среди растений, обитающих в соленой и пресной воде, обнаружены виды с C_4 -, а также с CAM-типом углеродного метаболизма. Эти типы метаболизма обнаружены [352] и у погруженных в воду растений (элодеи канадской), и у воздушно-водных (камышы подвехушечно-го). У элодеи предполагается возможность синтеза C_4 -кислот через β -карбоксилирование. Этот процесс связан с поддержанием pH, благоприятного для протекания карбоксилирования у водных растений

[306]. При ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ 45 % метки включается в C_4 -кислоты. Такой тип метаболизма, возможно, обусловлен колебанием содержания растворенной в воде CO_2 . У камыша обнаружена способность к ночной фиксации CO_2 , когда концентрация CO_2 в воде выше, чем днем. Предполагают, что наличие признаков C_4 - и CAM- типа метаболизма у водных макрофитов обусловлено таксономической природой этих типов фиксации CO_2 , а не условиями аридного местообитания, как считали раньше [352].

Характерным анатомическим признаком листьев многих C_4 -растений является наличие слоя крупных паренхимных клеток вокруг каждого сосудистого пучка или так называемой обкладки, которая в свою очередь окружена слоем более мелких клеток мезофилла. Подобное строение получило название "кранц-анатомии" [54].

Изучение анатомии листа у более чем 40 видов, включающих плавающие, погруженные и полупогруженные формы водных растений, показало отсутствие каких-либо признаков "кранц-анатомии". Исключение составляет рдест длиннейший. Скорость фотосинтеза у него в 2 раза выше по сравнению с родственными видами. Однако активность ФЕП-карбоксилазы (фосфоенолпируват) в 3 раза выше, чем у люцерны (C_3 -растение), но в 10 раз ниже, чем у кукурузы (C_4 -растение). У рдесты длиннейшего хлоропласты, синтезирующие крахмал, большого размера, сконцентрированы в клетках, окружающих сосудистые пучки, и в узкой зоне клеток между сосудистыми пучками [329].

К растениям с промежуточным C_3 – C_4 -циклом фотосинтеза относится гидрилла мутувчатая. Для этого водного растения характерны: низкая интенсивность фотосинтеза, отсутствие "кранц-анатомии" листьев, но наличие повышенного количества C_4 -кислот по сравнению с C_3 -первичными продуктами фотосинтеза. Кроме того, у гидриллы происходит ингибирование фотосинтеза кислородом, а также проявляется потребность в повышенном содержании CO_2 для насыщения фотосинтеза. Это свидетельствует о том, что четко выраженные C_3 , C_4 и CAM-типы растений занимают, очевидно, крайние положения в большом разнообразии растительного спектра [289]. У листьев погруженного растения — гидриллы — при фиксации $^{14}\text{CO}_2$ на свету 60 % метки включается в малат и аспартат и только 16 % — в фосфорилированные сахара. Активность пируваткиназы у нее выше, чем у C_3 -растений. Предполагается, что у растений с низкой углекислотной компенсационной точкой часть CO_2 фиксируется с образованием C_4 -кислот, а декарбоксилирование последних приводит к освобождению CO_2 , которая, очевидно, рефиксируется в цикле Кальвина. Существует также мнение, что у гидриллы мутувчатой, и у других растущих под водой макрофитов, у которых в зависимости от условий произрастания меняется величина углекислотной компенсационной точки, фотосинтетический обмен не похож ни на одну из известных групп и поэтому они должны быть выделены в новую группу [328].

Внутреннее воздухоносное пространство гелофитов имеет большое значение в рециклизации CO_2 . У камыша эта величина составляет около 30 % выделяющегося при фотодыхании CO_2 [394]. Кроме того, у гелофитов выявлены фотосинтетические механизмы, обуславливающие их низкое фотодыхание. У гидриллы более 50 % ^{14}C включается в малат. У растений с низкой интенсивностью фотодыхания содержание меченого малата быстро снижается и возрастает включение ^{14}C в сахарозу и крахмал. При высокой интенсивности фотодыхания включение метки в малат продолжается в течение 2 ч после "глотка". В противоположность гидриллы у урути колосистой ассимиляция углерода происходит через цикл Кальвина и только на 10 % ^{14}C включается в C_4 -кислоты. У растений с низкой интенсивностью фотодыхания включение метки в глицин и кислородное ингибирование фотосинтеза не зависят от концентрации CO_2 в воде. У растений с высокой интенсивностью фотодыхания повышение концентрации CO_2 снимает ингибирующий эффект O_2 . Предполагают [380], что низкое фотодыхание у этих двух видов водных растений обусловлено различными механизмами.

2.4. ВЛИЯНИЕ ВНУТРЕННИХ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ПРОЦЕСС ФОТОСИНТЕЗА

Фотохимические (световые), ферментативные (темновые) реакции и процессы диффузии, обеспечивающие фотосинтез, находятся под влиянием внутренних и внешних факторов. Каждый из этих процессов может ограничивать продуктивность фотосинтеза. Изучение условий среды, в которой развиваются растения и особенностей их физиологии объясняют закономерности зарастания и смены водных фитоценозов.

Исследование процесса фотосинтеза у высших водных растений в лабораторных условиях манометрическим методом с помощью аппарата Варбурга показало, что его интенсивность у разных видов растений в зависимости от их биологических особенностей различна (табл.4). У гидатофитов она ниже, чем у гело- и плейстофитов. Вместе с тем, абсолютная величина интенсивности этого процесса колеблется в широких пределах и зависит от ряда внутренних и внешних факторов — возраста ассимилирующего органа и растения в целом, времени суток или вегетационного сезона, условий освещения, водоснабжения, минерального питания, концентрации CO_2 , pH, температуры. Поскольку фотосинтез у высших водных растений осуществляется и в воздушной, и в водной средах, то комплекс основных факторов, лимитирующих или регулирующих этот процесс у гелофитов, плейстофитов и гидрофитов, специфичен.

Таблица 4. Интенсивность фотосинтеза высших водных растений

Растение	Фотосинтез, мл O_2 /г сырой мас- сы * ч
Гелофиты	
Тростник обыкновенный	1,47 — 1,62
Рогоз узколистый	1,35 — 1,48
Плейстофиты	
Многокоренник обыкновенный	1,17 — 1,23
Водокрас обыкновенный	1,00 — 1,19
Гидатофиты	
Рдест пронзеннолистный	0,90 — 1,07
Элодея канадская	0,53 — 0,72
Роголистник погруженный	0,48 — 0,54
Уруть колосистая	0,62 — 0,75

Совокупность основных факторов, оказывающих влияние на интенсивность фотосинтеза гелофитов, в общих чертах сходна с таковыми у мезофитов, но имеет ряд особенностей, связанных с условиями обитания на переувлажненном грунте или затопления заросли водой.

Определение интенсивности фотосинтеза у отдельного побега тростника обыкновенного с помощью $^{14}CO_2$ показало, что наибольшее поглощение $^{14}CO_2$ происходит в листьях среднего яруса. Междуузлия и листовые влагалища поглощают только 8 % общего количества $^{14}CO_2$ [404]. Нижние, т.е. наиболее старые листья, характеризуются низкой интенсивностью фотосинтеза по сравнению с листьями среднего и верхнего ярусов [125].

В дневное время тростник обычно имеет 1—2 максимума поглощения CO_2 [396]. В естественных условиях световые кривые фотосинтеза у него в значительной мере зависят от водоснабжения. При оптимальном водоснабжении у листьев одного яруса в течение дня световые кривые фотосинтеза различаются только по уровню плато насыщения и величине максимального фотосинтеза. У листьев нижнего яруса плато насыщения наблюдается при более низкой освещенности, чем у листьев среднего и верхнего ярусов [125]. Однако в условиях засоленных вод наблюдают даже три пика фотосинтеза, что объясняют неравномерным водоснабжением растения, вызывающим периодическую депрессию ассимиляции углекислоты [396].

Неодинакова интенсивность фотосинтеза у тростника и на протяжении вегетационного сезона. В средних широтах она достигает максимальных величин в мае и первой половине июня, когда за 24 ч образование сухого вещества на $1 м^2$ поверхности листа составляет 7—29,5 г. В первую половину июля продуктивность тростника снижается до

0,19—2,47 г сухого вещества на $1 м^2$ листовой поверхности, а с конца июля до сентября — вновь увеличивается до 3,2—10,56 г. Это связано с образованием зимующих почек возобновления на базальной части стеблей и корневищах. При этом расходуется значительная часть органического вещества, образующегося в процессе фотосинтеза растений [108].

Интенсивность фотосинтеза воздушно-водных растений, образующих в водоеме заросли на разных глубинах, зависит от степени их затопления. Максимальный фотосинтез у тростника и рогоза отмечен в зарослях, сформировавшихся на глубине 40 см. Увеличение глубины затопления приводит к снижению интенсивности ассимиляции углекислоты этими растениями, но в разной степени. Рогоз обладает большей приспособленностью к затоплению. На глубине 130 см интенсивность фотосинтеза у него в 1,4 раза выше, чем у тростника [377]. В целом же для зарослей гелофитов (осоки стройной, манника большого, вейника сероватого) характерны низкая компенсационная точка и слабая зависимость фотосинтеза от температуры [361].

Особенно важным фактором, существенно влияющим на фотосинтез гелофитов, являются условия минерального и органического питания [151, 221]. Интенсивность фотосинтеза тростника обыкновенного (182,6 мг CO_2 на 100 г сырой массы в 1 ч), произрастающего на иловых отложениях, богатых различными минеральными и органическими веществами, выше, чем у растущего на песке (156,8 мг CO_2). Более интенсивный фотосинтез явился одной из причин увеличения фитомассы растений на иловых отложениях (44,0 т/га сухой массы) по сравнению с песком (13,8 т/га сухой массы) [278].

У укорененных и свободноплавающих плейстофитов источником неорганического углерода, ассимилируемого в процессе фотосинтеза, служат воздушная и водная среды. Водяной гиацинт в процессе фотоассимиляции использует газообразную двуокись углерода, поступающую в листья из атмосферы, и углерод карбонатов, поступающий в фотоассимилирующие ткани через корневую систему из водной толщи [177]. В некоторых случаях (например, у азоллы) функцию фотоассимиляции выполняют не только листья, но и корни [412].

Ассимиляция углекислоты из воздуха и воды свободноплавающими растениями зависит от концентрации водородных ионов в водной среде. Так, поглощение неорганического углерода многокоренником обыкновенным из воды увеличивается по мере снижения ее pH. При постоянном содержании в воде общей CO_2 8,7 мг/л поглощение неорганического углерода растениями при pH 9,2, 7,0, 5,0 и 4,0 соответственно составляет: из воды — 7,5, 56, 86 и 100 %, а из воздуха — 100, 84, 53 и 38 %. Соотношение поглощаемого из воды и воздуха неорганического углерода при pH воды 7,0 и 9,2 соответственно составляет 1:0,24 и 1:2,1 [384].

У укорененных плейстофитов четко проявляется видовая специфика фотосинтеза. У листьев кувшинки клубненосной на протяжении

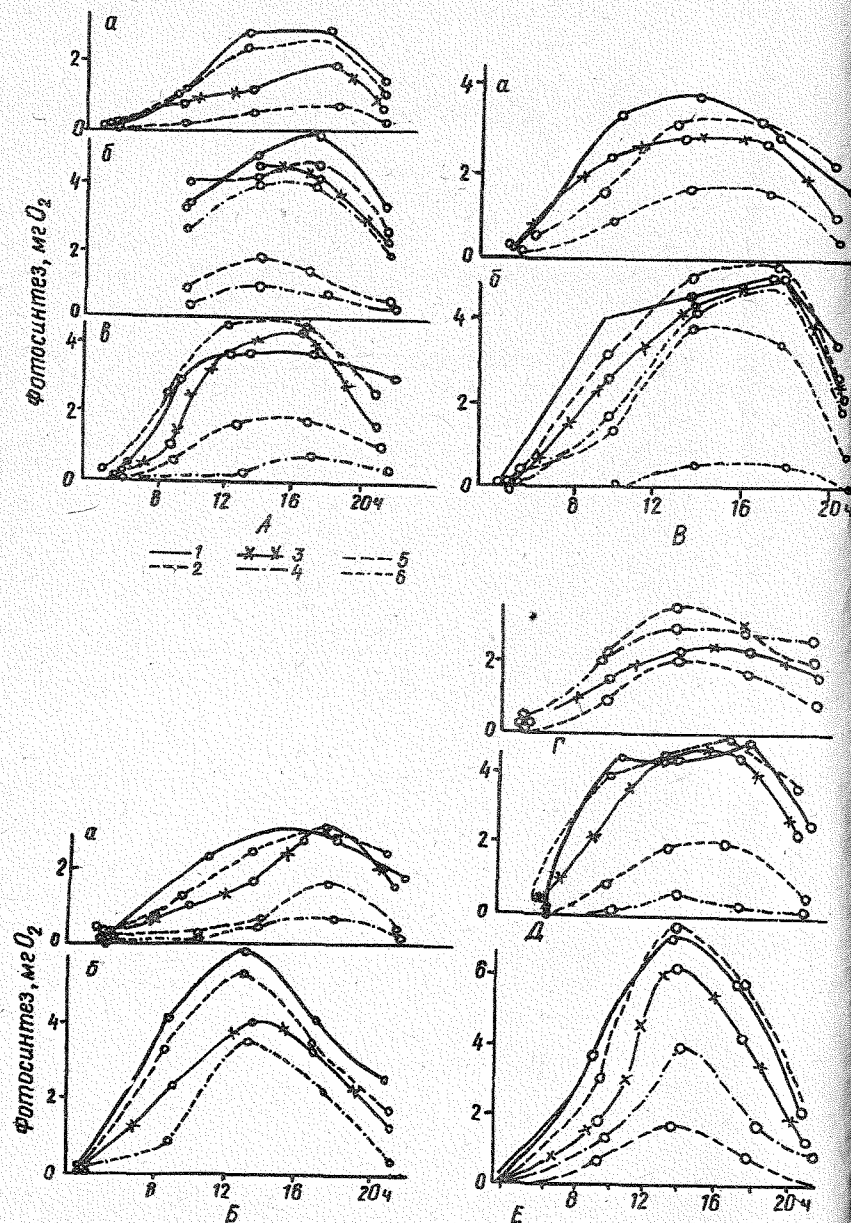


Рис. 15. Суточный ход интенсивности фотосинтеза гидатофитов на разных глубинах, м: 1 — 0,3; 2 — 1; 3 — 2; 4 — 3; 5 — 4; 6 — 6 [184]; А — элодея (а — 2-3.07.72 г., б — 17-18.07.72 г., в — 7-9.07.72 г.), Б — рдест пронзеннолистный (а —

всего периода роста скорость фотосинтеза на единицу площади фотосинтезирующей поверхности в 5–10 раз больше, чем у листьев кубышки изменчивой. Фотосинтез кубышки достигает светового насыщения при освещенности 45 Клк, и при дальнейшем усилении света его уровень понижается, а у кувшинки фотосинтез не угнетается, но не достигает светового насыщения даже при 110 Клк. Однако температурный оптимум фотосинтеза этих растений одинаков и равен 25 °С [314].

Интенсивность фотосинтеза у плейстофитов зависит от сезонных изменений. Так, у ореха водяного в течение вегетационного периода отмечено два пика фотосинтеза — в июне и сентябре. При этом температура в интервале 20–40 °С мало влияет на фотосинтез [399].

На фотосинтез неукорененных плейстофитов значительное влияние оказывает световой режим. Освещенность 10, 25 и 50 Клк в течение 12 ч вызвала значительное повышение (до 60–85 %) скорости фотосинтеза и ассимиляционных чисел у многокоренника обыкновенного. С возрастом у этих растений интенсивность фотосинтеза и ассимиляционные числа снижаются [40]. В стерильной культуре многокоренника обыкновенного и ряски маленькой световое насыщение фотосинтетического выделения кислорода при температуре 15–35 °С наблюдалось соответственно у многокоренника в интервале 600–1200 и у ряски маленькой 300–600 мкэйнштейн/м²·с. Фотоингибирование фотосинтетического выделения кислорода и фиксации ¹⁴CO₂ у ряски происходили соответственно при температурах 30 и 20–30 °С. У многокоренника максимальное фотосинтетическое выделение кислорода отмечено при 35 °С, а фиксация ¹⁴CO₂ — при 30 °С [407].

Водная среда, в которой протекает фотосинтез гидатофитов создает особые условия для его осуществления. Ведущими факторами, регулирующими интенсивность фотосинтеза, являются режим освещения, качественный состав света, мутность воды, концентрация различных растворимых в воде форм неорганического и органического углерода, минеральное питание, pH воды и ее температура. Интегральным выражением воздействия комплекса этих внешних, а также ряда внутренних факторов является изменение интенсивности фотосинтеза на протяжении суток и вегетационного сезона. Для суточного хода фотосинтеза погруженных гидрофитов в июне и июле характерен одиночный максимум (уруть колосовая), приходящийся приблизительно на 12.00 ч. В августе и сентябре отмечаются дневная депрессия фотосинтеза и наличие двух пиков, перемежающихся спадом активности этого процесса [345]. При исследовании у гидатофитов суточного хода фотосинтеза на разных глубинах и у разных видов растений (рис. 15) выявлены значительные различия в наступлении максимума его интенсивности [184]. Существенны колебания величин, характеризующие интенсив-

3 — 4.06–01.07.70 г., б — 26–27.07.72 г.), В — роголистник (а — 30.06–1.07.70 г.; б — 26–27.07.72 г.), Г — рдест блестящий (15.07.72 г.), Д — уруть (18–19.07.70 г.), Е — лютик жестколистный (6–7.07.70 г.)

ность фотоассимиляции неорганического углерода у погруженных растений на протяжении их вегетационного сезона. С июня по август интенсивность фотосинтеза рдеста пронзеннолистного в рыбоводных прудах изменялась в пределах от 2,0 до 7,7 мг O_2 /г воздушно-сухой массы в 1 ч с характерным повышением в середине вегетационного сезона; за период наблюдений средняя величина составила 4,2 мг O_2 /г воздушно-сухой массы в 1 ч [11]. В европейских озерах средних широт погруженные гидрофиты (элодея, ряска тройчатая, харовые водоросли) могут фотосинтезировать и зимой под покровом прозрачного льда. Однако фотосинтез подо льдом малоэффективен и, практически, не приводит к увеличению в водоеме первичной продукции [184].

При равных внешних условиях интенсивность фотосинтеза гидрофитов зависит от их вида [103, 192]. Интенсивность этого процесса варьирует в достаточно широких пределах и у отдельного органа растения. Так, максимальная интенсивность фотосинтеза в расчете на единицу площади листа взморника морского, измеренная как CO_2 -зависимое выделение кислорода, возрастает вдвое от основания листа к его верхушке [354]. У валлиснерии максимальная интенсивность фотосинтеза отмечена у верхней части листьев при силе света 60 Клк. У нижней части листьев максимум фотосинтеза — при 20 Клк [332].

Фотосинтез отдельных видов погруженных макрофитов значительно изменяется под воздействием различных внешних факторов. В связи с ослаблением интенсивности света при увеличении глубины фотосинтез погруженных гидрофитов резко снижается (рис. 16). Компенсационная точка большинства исследованных видов растений находится в среднем на глубине 2–3 м. С повышением интенсивности освещения пропорционально возрастает ассимиляция неорганического углерода и достигает оптимума на горизонте 1–2 м. Дальнейшее увеличение интенсивности света к поверхности воды угнетает фотосинтез. Поскольку большинство погруженных растений относится к теневыносливым, их фотосинтез достигает оптимума вблизи водной поверхности лишь в пасмурную погоду. В ясные дни он смещается на глубины с более умеренным светом. Интенсивное освещение меньше угнетает фотосинтез погруженных растений, цветущих над водой, чем тех растений, у которых полный жизненный цикл проходит в водной толще [192]. Вместе с тем считают, что фотосинтез у всех водных растений снижается с глубиной в меньшей степени, чем интенсивность света [347]. У валлиснерии при погружении на глубину 10 м процесс ассимиляции проходит в 4 раза слабее, чем у поверхности, в то время как освещенность на этой глубине уменьшилась в 200 раз.

Фотосинтез водных растений зависит от интенсивности и спектрального состава света. При естественном освещении оптимум фотосинтеза элодеи канадской наблюдается при силе света в 25 000 лк, а у роголистника погруженного — 20 000 лк. Облучение растений монохроматическим светом (красным, синим, зеленым) силой в 10 000 и 2 000 лк

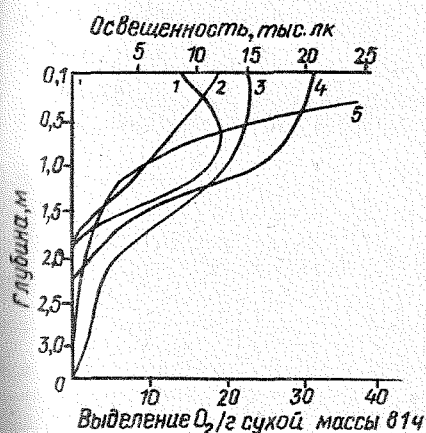


Рис. 16. Фотосинтез погруженных гидрофитов на разной глубине [192]: 1 — пузырчатка обыкновенная, 2 — роголистник погруженный, 3 — кладофора, 4 — уруть мутноватая; 5 — освещенность

Рис. 17. Увеличение интенсивности фотосинтеза водных растений с повышением содержания CO_2 в воде [192]: 1 — рдест гребенчатый, 2 — уруть мутноватая, 3 — рдест пронзеннолистный, 4 — рдест блестящий, 5 — кладофора, 6 — пузырчатка обыкновенная

показало, что наиболее высокая интенсивность фотосинтеза у обоих видов регистрируется в красном, наиболее низкая — в зеленом свете [293].

Установлена связь температуры с величиной углекислотного компенсационного пункта гидатофитов. Инкубация урути бразильской и гидриллы мутноватой при температуре воды 30 °С и 14-часовом фотопериоде вызвала уменьшение его величины до 25 мкл CO_2 /л, а инкубация при 12 °С и фотопериоде 10 ч — увеличение до 50 мкл CO_2 /л. У гидриллы мутноватой снижение углекислотного компенсационного пункта от 110 до 10 мкл CO_2 /л сопровождается уменьшением фотодыхания, так как уменьшается выделение CO_2 в свободную от углекислоты атмосферу и увеличивается скорость видимого фотосинтеза. Предполагают [380], что уменьшение фотодыхания обусловлено увеличением фиксации CO_2 по C_4 -пути.

Влияние различных концентраций CO_2 и pH среды на фотосинтез гидрофитов изучается давно [23, 192, 270, 271]. На увеличение содержания CO_2 в воде гидрофиты реагируют заметным повышением фотосинтеза (рис. 17). В опытах [23] обогащение воды углекислотой повысило фотосинтез элодеи в 2,5 раза. Существенно более высокой фотоассимиляция была и у рдеста, пузырчатки, лютика водяного и лишь у роголистника обнаружена повышенная чувствительность к избытку углекислоты в воде. Его фотосинтез в этих условиях снизился на 30–60 %.

Низкое содержание CO_2 в воде заметно снижает фотосинтетическую активность погруженных растений. Гидромакрофиты более приспособлены к малой освещенности, чем к низкому содержанию углекислоты в воде. На мелководьях, где солнечный свет интенсивно проникает сквозь водную толщу до самого дна, углекислота является единственным лимитирующим фактором активного фотосинтеза растений в течение дня [192].

Исследуя кинетику поглощения гидромакрофитами свободной CO_2 различной концентрации, установлено, что ассимиляция неорганического углерода зависит от сопротивления пограничного слоя, цитоплазмы и процессов карбоксилирования. Суммарное сопротивление этих факторов у болотноцветника щитовидного достаточно высокое (852–1221 с/см). При этом 86–91 % приходится на сопротивление пограничного слоя, окружающего листья этого растения, толщина которого в 2–3 раза превышает толщину листовой пластинки и составляет 103–155 мкм. Сопротивление же цитоплазмы и процессов карбоксилирования незначительно — соответственно 89 и 30 с/см [344]. При исследовании влияния CO_2 на световые реакции хлоропластов растений различных экологических групп установлено стимулирующее ее влияние на реакцию Хилла, циклическое и нециклическое фотофосфорилирование, которые являются частью более общей закономерности отношения светозависимых реакций фотосинтеза к CO_2 . Стимулирующее влияние CO_2 в ряду растений гидрофиты — гигрофиты — мезофиты уменьшается, трансформируясь в ингибирующее действие у ксерофитов. Такая направленность изменений действия CO_2 на световые реакции свидетельствует об энергозависимости адаптационных механизмов гомойогидровых растений. Углекислота выполняет роль диспетчера, координируя и сопрягая процессы фотогенерации АТФ, цикл восстановления CO_2 и механизмы устойчивости растений к неблагоприятным условиям.

По-разному влияет на фотосинтез высших водных растений изменение pH среды. Повышение pH в пределах 4,9–5,6 не влияет на фотосинтез элодеи, роголистника, рдеста, валлиснерии, турчи; 5,5–6,2 несколько снижает фотосинтетическую активность элодеи и роголистника. При увеличении pH до 7,5–7,7 фотосинтез у всех исследованных растений резко снижается, а при pH 8,0–9,0 в большинстве случаев уменьшается до компенсационной точки или даже ниже [23]. При этом у цветковых водных растений фотосинтез оказался менее устойчивым по отношению к щелочной среде, чем у водорослей.

Сочетание различных концентраций CO_2 и pH не влияет на общую форму кривых, описывающих суточный ход фотосинтеза гидрофитов, но значительно влияет на высоту их расположения, т.е. на интенсивность фотоассимиляции, которая повышается в слабокислой среде. Максимальная средняя скорость фотосинтеза наблюдается при pH 6,0 и концентрации CO_2 2,5 мМ. С повышением pH до 7,4 средняя ско-

рость фотосинтеза снижается до 53,1 %. При pH 6,0 уменьшение концентрации CO_2 в два раза снижает интенсивность фотосинтеза до 66,1 % [272]. Таким образом, повышение pH оказывает большее воздействие на интенсивность фотосинтеза, чем изменение концентрации CO_2 , и связано с воздействием pH на равновесие карбонатной системы. При pH 6,0 в виде свободной CO_2 находится более 80 % углерода. При pH 7,4 — снижается содержание свободной углекислоты до 20 % и одновременно увеличивается концентрация гидрокарбонатных ионов. Поскольку CO_2 — основной источник неорганического углерода для высших водных растений, то, естественно, интенсивность фотосинтеза значительно возрастает при pH 6,0.

Кроме неорганического углерода погруженные растения усваивают из воды растворенные в ней низкомолекулярные органические вещества — углеводы, аминокислоты, органические кислоты, витамины [223, 282].

Обогащение ассимиляционной ткани растений этими соединениями приводит к изменению интенсивности фотосинтеза. Выдерживание растений в гипотонических растворах глюкозы и сахарозы снижает интенсивность фотоассимиляции у рдеста пронзеннолистного и элодеи канадской, роголистника темнозеленого, пузырчатки обыкновенной, болотника весеннего и составляет 75–90 % контроля. Обогащение листьев водных растений глюкозой и сахарозой в сочетании с различным освещением показало, что угнетение фотосинтеза происходит в основном за счет нарушения оттока ассимилятов, тормозящего интенсивность этого процесса [23]. В наших опытах аланин и глюкоза в концентрациях обычных для природных вод стимулировали интенсивность газообмена у рдеста пронзеннолистного и роголистника темнозеленого. Наиболее выраженный положительный эффект был достигнут при добавлении глюкозы в концентрации $25 \cdot 10^{-6}$ М. Концентрации аланина и глюкозы, превышающие их обычное содержание в пресных водах в 5–

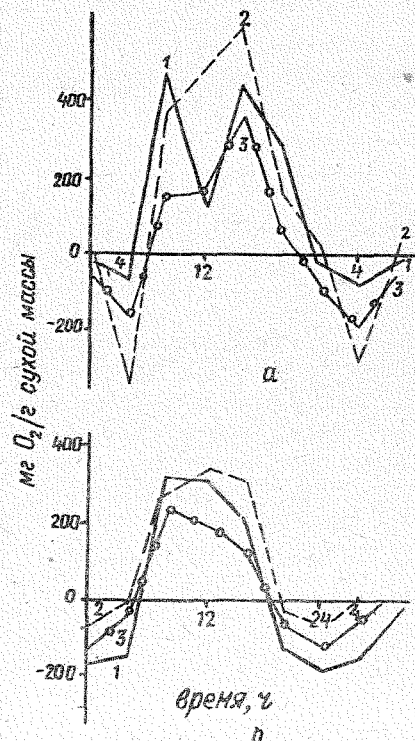


Рис. 18. Интенсивность газообмена роголистника темнозеленого (а) и рдеста пронзеннолистного (б) под влиянием экзогенного аланина различной концентрации: 1 — контроль, 2 — $15 \cdot 10^{-6}$ М, 3 — $142 \cdot 10^{-6}$ М

15 раз, угнетали этот процесс в 2–3 раза и даже приводили к гибели растений. При этом роголистник оказался более чувствительным к высокому содержанию в воде глюкозы, чем рдест.

Органические вещества, добавляемые к раствору минеральной питательной смеси, на которой выращивались растения, оказали различное воздействие на интенсивность газообмена растений в течение суток (рис. 18). В дневное время у рдеста один максимум CO_2 -зависимого выделения кислорода приходится на 8.00 ч. Под влиянием низких концентраций аланина и глюкозы максимум выделения O_2 у рдеста сместился к 12.00 ч и превысил таковой у контрольных растений (без добавления органики) на 15 %. Под влиянием высоких концентраций органических веществ максимум выделения O_2 растениями в процессе фотосинтеза остался в те же часы, но количественно уменьшился на 56%.

Роголистник в течение светового дня имеет два максимума выделения O_2 — в 8.00 и 14.00 ч, перемежающиеся ярко выраженным спадом интенсивности этого процесса в 12.00 ч. Под влиянием низких концентраций добавляемых органических веществ интенсивность дневного фотосинтеза изменяется более равномерно, не обнаруживая спада в период суток с наибольшей инсоляцией.

Большое влияние на интенсивность фотосинтеза погруженных гидрофитов оказывают минеральное питание и температура воды [11, 13]. Причем повышение температуры воды действует различно. Незначительное повышение температуры несколько стимулирует интенсивность фотосинтеза растений, затем, достигнув оптимальных величин, угнетает [192]. Повышенная мутность воды отрицательно влияет на активность фотоассимиляции. Искусственно повышая мутность можно добиться состояния, когда фотосинтез полностью прекращается. На этом свойстве основан один из методов борьбы с зарастанием водоемов погруженной растительностью [192]. Установлена зависимость фотосинтеза погруженных гидрофитов и от концентрации кислорода в воде. При снижении его содержания от 7,8–8,1 мг/л до 0,5–0,6 мг/л интенсивность фотосинтеза роголистника и рдеста снизилась в 2 раза. Концентрация кислорода 0,1 мг/л вызвала полное прекращение фотосинтеза у водного мха — фонтаналиса [23].

2.5. ПРОДУКТИВНОСТЬ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ.

Процессы фотосинтеза и сложная цепь превращений веществ и энергии определяют величину продукции высших водных растений, которая наряду с продукцией фитопланктона является основой энергетических процессов в водоеме.

Эффективность и направленность фотосинтеза, обеспечивающего поступление энергии в экосистему, зависят от условий среды. Климат, конкретные экологические условия, участие света и тепла определяют интенсивность синтеза растительным покровом органических компонентов с разным энергетическим потенциалом. При умеренном мягком климате с достаточным влагообеспечением растения продуцируют преимущественно низкокалорийные вещества углеводного комплекса. При избытке влаги, но низких температурах или в пустыне растения переходят на высокоэнергетический уровень обмена, вырабатывая в большом количестве вещества белкового комплекса, липиды. Это обуславливает закономерные эколого-географические изменения калорийности вещества сообществ фототрофов [47].

Для составления энергетического баланса водоемов необходимо определять биомассу водных организмов и их годовую продукцию. Величиной, определяющей первичную продукцию, создаваемую высшими водными растениями в водоемах умеренного пояса Земли, чаще всего является фитомасса растений в момент максимального развития. Считается, что наибольшая биомасса у большинства цветковых водных растений накапливается к моменту цветения. Годовая же продукция у земноводных и погруженных макрофитов приблизительно на 20 % выше их максимальной биомассы [200].

В практике гидробиологических исследований, проводимых в СССР, годовую продукцию большинства видов высших водных растений вычисляют по схеме, предложенной А.П.Белавской [16]:

Показатель	Единица измерения	Переводные коэффициенты
Средняя фитомасса по растительным сообществам: сырая, воздушно-сухая, абсолютно-сухая	г/м ²	Абсолютно-сухая масса воздушно-сухая масса $\times 0,93$ [101]
Площадь зарослей	га	—
Общая фитомасса (В): сырая, воздушно-сухая, абсолютно-сухая	ц, т	—
Общая фитопродукция (Р): сырая, воздушно-сухая, абсолютно-сухая	ц, т	$P + 1,2 \cdot V$ и $P = 1,2V + 2 Wn$ [200]
Общая продукция органического вещества	ц, т	Процент органического вещества (абсолютно-сухой массы): надводная растительность — 92, с плавающими листьями — 90, погруженная — 85 [100]
Продукция на единицу площади водоема:		1 г органического вещества = 46,4 % С [200]; 1 г С = 10 ккал или 41,9 кДж [339]
а) воздушно-сухого вещества	г/м ²	
б) абсолютно-сухого вещества	г/м ²	
в) органического вещества,	г/м ²	
г) углерода (С)	г/м ²	
д) энергии	кДж/м ² (ккал/м ²)	
Продукция на единицу площади мелководий (а–д)	г/м ² кДж/м ²	То же

Показатель	Единица измерения	Переводные коэффициенты
Продукция на единицу зарослей (а—д)	кДж/м ²	То же
Продукция на единицу объема (а—д)	г/м ³ , мг/л, кДж/м ³ , Дж/л	" "

Оценивать суммарную продукцию было бы правильнее на основе фотосинтетического метода. К сожалению, данные о фотосинтезе высших водных растений пока немногочисленны. Это связано с соответствующими методическими трудностями, так как источником углерода, ассимилируемого в процессе фотосинтеза у гелофитов, является воздушная среда, у гидатофитов — водная, а у плейстофитов — воздушная и водная среды одновременно. Не отработана методика определения фотосинтеза и у погруженных гидрофитов. В целом она сходна со скляночным методом определения фотосинтеза фитопланктона с применением как кислородной, так и радиоуглеродной его модификации. Но в этот метод определения фотосинтеза введены некоторые ограничения, связанные со спецификой строения, физиологии и экологии высших растений [11, 184, 192].

При исследовании продукции на ценотическом уровне, а также при расчете энергетического баланса водоема и анализа потоков энергии через водную экосистему количественные данные продукции выражают в энергетических единицах. Принято, что 1 г беззольного вещества высших водных растений равен 4600 кал (1 кал = 4,19 Дж; 1 Дж = 0,24 кал). Энергетическая трактовка продукции — единственная возможность, позволяющая рассматривать круговорот живой материи по отношению к источнику энергии — Солнцу.

ГЛАВА 3. ДЫХАНИЕ

Высшие водные растения — облигатные аэробные организмы, нуждающиеся в постоянном притоке молекулярного кислорода. Однако в условиях их естественного обитания отдельные органы или все растение находятся в водной среде, содержащей в десятки раз меньшее количество кислорода, чем атмосфера. Кроме того, из переувлажненных или залитых водой грунтов, в которых укореняются многие высшие водные растения (гелофиты и некоторые плейстофиты), вода вытесняет воздух, значительно ухудшая тем самым их кислородный режим. С повышением температуры воды, часто наблюдаемым на хорошо прогреваемых мелководных участках водоема, содержание растворенных в воде газов становится еще более низким, а в затопленных грунтах, образующих литоральную или мелководную части водоема, дефицит кислорода нередко достигает 60, а то и 100 % [30].

Анаэробные условия способствуют переходу окисленных соединений в восстановленные, что сопровождается накоплением нитритов, закиси азота, сульфидов, токсических газов (сероводород и метан), а также закисных форм железа и марганца [29, 251]. Существенно, что в затопленных грунтах создаются благоприятные условия для процессов, замедляющих распад органических веществ и приводящих к накоплению их растворимых форм. Присутствие разлагающихся органических веществ приводит к еще большему снижению содержания кислорода во внешней среде. Таким образом, характерной чертой водного местообитания является выраженный в той или иной степени анаэробизм, который обусловил появление у высших водных растений в процессе их эволюции ряд морфолого-анатомических и физиологических адаптаций, компенсирующих недостаток кислорода, необходимого для нормальной жизнедеятельности этих растений.

3.1. ТРАНСПОРТ КИСЛОРОДА В РАСТЕНИЯХ ПРИ ДЫХАНИИ И ОСОБЕННОСТИ ЕГО МЕТАБОЛИЗМА

Важным приспособлением водных растений для осуществления нормального газообмена с внешней средой является наличие у них хорошо развитой аэренхимы и межклеточных воздухоносных полостей. У манника вентиляционная ткань — аэренхима составляет 50 % поперечного среза стебля, в то время как у фасоли всего лишь 6 %. Площадь каждой воздухоносной полости у манника в среднем — 0,23 мм². У камыша аэренхима расположена в сердцевине, а в коре в периферической части поперечного среза находится цепочка огромных полостей. В корнях у высших водных растений воздушные полости находятся в центральной его части, а в паренхиме имеется много крупных межклетников [262]. У болотника до 60 % объема корней заполнено воздухом. В межклетниках этого растения обнаружили 18 % кислорода, тогда как среда, окружающая корни, фактически его не содержала [298]. Установлено, что днем в межклетниках накапливается кислород, ночью при дыхании CO₂ [191].

У гелофитов в условиях гипоксии и аноксии находится их корневая система, которая составляет значительную (40–55 %), а иногда и основную (75–90 %) часть их биомассы [77, 106, 145, 225, 313] и требует больших расходов кислорода для поддержания их нормального роста и развития. Особый интерес представляет газовый режим водных злаков (тростник, манник, канареечник), обладающих полостным строением органов.

Стебель и корневище тростника представляют собой замкнутую систему, сформированную большим количеством полых метатеров, состоящих из чередующихся междуузлий и узлов. Кислород, проникающий в листья из атмосферы или образующийся в них в процессе фотосинтеза, поступает через полые стебли в подземные органы, в которых создается градиент его концентраций в направлении морфологических осей подземных побегов разного порядка. Максимум кислорода содержится в молодых метамерах — 5,9–8,9 %. Отмирающие корневища характеризуются небольшим содержанием кислорода — 2–4 %. Транспорт кислорода в различные участки корневищ значительно осложняется возрастом растения, экологическими условиями (корневище на суше или в грунте под водой), соотношением емкостей полостей корневища с ассимилирующими побегами в заросли [257].

Четко выражена сезонная динамика аэриобоза корневищ тростника [106, 257]. Количество кислорода в плагиотропных корневищах, находящихся в грунте под водой, возрастает от 4–9 весной до 15–19 % к середине лета, а при наземном произрастании от 2–14 до 17–19 %.

В течение зимы содержание кислорода в подводных корневищах снижается и составляет 4,5–6,8 %. Это свидетельствует об использовании кислорода в зимние и ранневесенние месяцы для дыхания клеток в подводной системе организмов, которые не отмирают и зимуют при температуре незамерзающей воды.

Градиент концентрации кислорода, обнаруженный у водных злаков, свойственен и другим воздушно-водным растениям, в том числе и укорененным плейстофитам. Исследование циркуляции газов у кубышки желтой с помощью ¹⁸O₂ и ¹⁴CO₂ показало, что в корни этого растения кислород поступает из атмосферы через молодые листья, а затем возвращается в атмосферу через более старые [304].

В процессе транспорта кислорода из надземных органов водных растений в их корневую систему большое значение имеет диффузия кислорода, скорость которой достаточно высока и обусловлена низким (0,3–0,5 %) парциальным давлением в тканях корневищ [377]. Скорость диффузии кислорода по эндодерме из коры в стебель у вахты трилистной соответствовала диффузии газа в воде [299]. Считают, что газообмен между корнями и побегами может осуществляться вследствие разницы давления газов в межклетниках и температуры в различное время суток [191].

Предложена модель транспорта газов у укорененных плейстофитов, согласно которой объясняется движение газового потока через растение кубышки желтой [302]. Атмосферный воздух входит в самые молодые полупогруженные листья против небольшого градиента общего газового давления. Усиление давления является результатом чисто физических процессов, протекающих по градиентам температуры (тепловая транспирация) и водяного пара (гигрометрическое давление) между атмосферой и лакунами самых молодых полупогруженных листьев. Это повышение давления способствует усилению тока кислорода из атмосферы к корням и транспорту CO₂ и CH₄ из корней в атмосферу. Для обитания в анаэробных условиях на дне водоема подобная вентиляционная система имеет важное адаптационное значение [303].

Исследование обмена кислорода между воздушными полостями листьев и корней сосудистого макрофита лобелии Дортмана путем постоянного измерения содержания кислорода и температуры в них и в воде, окружающей листья и корни, на свету и в темноте показало, что через поверхность корней кислород обменивается с внешней средой в 6 раз быстрее, чем через листья. Скорость обмена, рассчитанная на единицу поверхности органа, в 2–3 раза выше в корнях, чем в листьях. Эта скорость становится постоянной через 45 мин в темноте и через 25 мин при включении света. Высокая скорость обмена в корнях обусловлена меньшим сопротивлением скорости диффузии в их воздушных полостях по сравнению с поверхностью листа, которая обычно покрыта кутикулой [381].

В последние годы возник интерес к изучению адаптаций растений к гипо- и аноксии на уровне внутриклеточных компонентов, в частно-

сти их мембран. Как известно, клеточные мембраны выполняют важнейшие и разнообразные биологические функции. Молекулярные сдвиги и структурные перестройки в молекулах мембранных компонентов оказывают влияние на все формы функциональной активности биологических мембран: проницаемость и транспорт ионов, энергетику клетки, каталитическую активность внутримембранных ферментов [96]. Электронно-микроскопическое исследование митохондрий интактных корней осоки заячье в анаэробных условиях показало, что уже при 12-часовом анаэробии корней наблюдаются явные признаки разрушения мембран митохондрий и субклеточных структур; 24-часовой анаэробии сопровождается еще более глубокими деструктивными изменениями, а 48-часовой — приводит к необратимой и полной деградации не только митохондриальных мембран, но и всех остальных клеточных структур [27]. Значит, клетки корней гигрофитов не обладают механизмом биохимической адаптации к аноксии, а возможность обитания в условиях дефицита O_2 обусловлена физиологической адаптацией, т.е. на уровне целого организма благодаря транспорту молекулярного кислорода из зеленых органов, находящихся в воздушной среде, в корни.

При полном же затоплении растений или их отдельных фотоассимилирующих органов существуют метаболические адаптации. Одна из них — миграция кислорода в виде органических перекисей [207]. Использование перекисей в кислородном обмене растений может идти двумя путями: в результате разложения их с последующим выделением молекулярного кислорода и через систему пероксидазы. У погруженных листьев гетерофильных растений активность этого фермента достаточно высока и играет основную роль в их дыхании. Выход погруженных листьев на поверхность воды вызывает существенные изменения в составе их окислительных ферментов — пероксидаза заменяется другим железосодержащим флавопротеидом [208]. При плохой аэрации в тканях водных растений может активироваться не только пероксидаза, но и нитратредуктаза, освобождающая кислород в результате восстановления нитратов и тем самым усиливающая "нитратное дыхание" [62]. Г.Е.Леинг наблюдал у гетерофильного растения (кубышки) разные типы дыхания — от аэробного до брожения [338]. Он показал, что корневище кубышки и молодые еще не достигшие поверхности воды листья могут осуществлять типичное брожение, при этом корневище способно дышать анаэробно длительное время без заметных повреждений. При выходе зрелых листьев на поверхность воды они уже не страдают от недостатка кислорода. В солнечные дни кислород активно диффундирует из листьев в корневище и оно начинает дышать аэробно. Таким образом, на свету дыхание кубышки аэробно, в темноте — анаэробно. Возможно одновременное существование в тканях водных растений энзиматических систем, связанных с тремя типами дыхания — аэробным, анаэробным и брожением [207]. Одной из приспособительных к аноксии реакций у полупогруженных растений является

также повышение в окислении углеводов доли гликолитического пути [263].

В метаболизме высших водных растений существует светозависимое поглощение кислорода, т.е. фотодыхание. Этот процесс происходит за счет восстановительной силы НАДФН₂, образовавшегося в процессе фотосинтеза и используемого на восстановление молекулярного кислорода. Таким образом, фотодыхание представляет собой короткозамкнутую цепь фотосинтеза, в которой образовавшаяся восстановительная сила используется не на восстановление углекислоты до углеводов, а для восстановления молекулярного кислорода и не сопровождается окислительным фосфорилированием АДФ. Основным субстратом фотодыхания служит гликолевая кислота, образующаяся в хлоропластах из промежуточных соединений темнового цикла [54]. Скорость фотодыхания у камыша подвехушечного, измеренная в проточной пресной воде по дискриминации $^{14}CO_2$ и $^{12}CO_2$, при концентрации кислорода 11 мг/л (насыщение O_2 при 20 °C) составляет 10 %, а при концентрации кислорода 30 мг/л — 30 % скорости фотосинтеза [394].

12. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ

Интенсивность дыхания высших водных растений зависит от многих экологических факторов, а также от биологических и функциональных особенностей самого растения. В процессе эволюции высшие водные растения приобрели морфолого-анатомические приспособления и метаболические адаптации, позволяющие более полно обеспечить растения кислородом. Так, корни большинства болотных растений растут горизонтально, не проникая глубоко в землю. Многие растения образуют дополнительную корневую систему и, проникая в почву, создают систему подпорок. Анатомические приспособления выражаются в образовании вентиляционных каналов идущих от аэрируемых частей растений в кончики корней, что способствует поступлению кислорода в подземные органы. При этом корень является основным потребителем транспортируемого кислорода, поскольку затраты кислорода на метаболизм тканей, лежащих на его пути, ничтожны. В зависимости от экологической и видовой специфики растений транспорт кислорода осуществляется с различной интенсивностью и разными способами (диффузией или с помощью метаболизма) [261].

При исследовании интенсивности газообмена, и в частности дыхания, у высших водных растений различных экологических типов, манометрическим методом с помощью аппарата Варбурга удалось сравнить интенсивность этого процесса у различных видов растений:

Растение Дыхание, мкл O_2 /г сырой массы в 1 ч

Гелофиты

Тростник обыкновенный 832,0—874,3
Рогоз узколистный 749,3—763,1
Ежеголовник ветвистый 814,7—825,9

Плейстофиты

Многокоренник обыкновенный 691,4—728,3
Водокрес обыкновенный 607,3—649,5

Гидатофиты

Рдест пронзеннолистный 328,4—349,7
Элодея канадская 246,0—274,5
Роголистник темнозеленый 221,7—231,0
Уруть колосистая 302,5—315,6

Наиболее низкая интенсивность дыхания у полностью погруженных растений, находящихся в условиях дефицита кислорода и экономнее его расходующих в процессах метаболизма. Растения воздушно-водные и свободноплавающие на поверхности воды поглощают кислород в 2—2,5 раза интенсивнее, чем погруженные растения. Эта же зависимость наблюдается у листьев разного типа гетерофильных растений (табл. 5). Уровень дыхания у воздушных листьев стрелолиста и плавающих листьев кубышки в 1,5—5 раз выше, чем у погруженных листьев [207]. Величина дыхательного коэффициента снижается при переходе от воздушных и плавающих листьев к погруженным (табл. 6). Это может быть обусловлено накоплением в тканях погруженных растений недоокисленных интермедиатов. Если у растений удалить воздушные и плавающие листья, дыхательный коэффициент погруженных листьев возрастает в несколько раз, свидетельствуя о большом значении надводных органов в жизнедеятельности погруженных частей растений. Установлено, что различная направленность окислительных процессов у разных типов листьев гетерофильных растений обнаруживается на начальных этапах окисления (до образования пировиноградной кислоты) [209].

В присутствии кислорода углеводы окисляются в результате дыхания до CO_2 и H_2O . В бескислородной среде в корнях плохо адаптированных растений накапливается этанол, обладающий токсическими свойствами. У хорошо адаптированных к затоплению растений при анаэробном дыхании образуются менее токсические продукты — лактат и малат. Эти соединения либо выделяются в окружающую среду, либо транспортируются из корней в листья, где могут подвергаться дальнейшим превращениям [303].

Сравнительное изучение окислительного обмена погруженных и воздушных органов нескольких видов полупогруженных растений

Таблица 5. Интенсивность дыхания листьев разного типа (в мкл O_2 и CO_2 на 1 г сырой массы за 1 ч) [207]

Растение	Тип листьев								Погруженные растения, лишенные плавающих листьев	
	воздушные		плавающие		выходящие на поверхность		погруженные			
	O ₂	CO ₂	O ₂	CO ₂	O ₂	CO ₂	O ₂	CO ₂	O ₂	CO ₂
Стрелолист стрелолистный	592,0	583,0	394,0	337,0	—	—	342,0	281,0	—	—
Кубышка желтая	375,0	342,0	292,9	270,4	475,8	391,8	251,3	163,9	94,2	171
Кувшинка белая	—	—	609,0	531,0	323,0	289,5	462,0	244,0	—	—
Частуха подорожниковая	326,0	324,0	259,0	221,0	—	—	160,0	123,0	—	—

Таблица 6. Дыхательный коэффициент листьев разного типа [209]

Растение	Тип листьев				Погруженные растения, лишенные плавающих листьев
	воздушные	плавающие	выходящие на поверхность	погруженные	
Кубышка желтая	0,91	0,92	0,85	0,65	1,82
Кувшинка белая	—	0,87	0,89	0,53	—
Стрелолист стрелолистный	0,99	0,86	—	0,82	—
Частуха подорожниковая	0,99	0,85	—	0,76	—

позволило отметить ряд специфических особенностей в их окислительных системах, отражающих приспособление к разным условиям кислородного снабжения. Для свежих срезов корневищ кубышки желтой характерна низкая интенсивность дыхания порядка 20 мкл O_2 на 1 г ткани в 1 ч. За 10 ч предварительной аэрации в 0,02 М фосфатном буфере (рН 5,0) при комнатной температуре поглощение кислорода увеличивается в 3 раза, а за сутки оно возрастает в 6 раз. Увеличение интенсивности дыхания во время аэрации срезов корневищ кубышки происходит за счет активирования реакций гликолиза [210]. Роль пентозофосфатного пути при этом уменьшается. Кроме того, и в свежих, и инкубированных срезах корневищ существует путь окисления продуктов гликолиза в обход реакций цикла Кребса.

Исследование влияния 8-дневного полного затопления манника водного на динамику изменений в окислительном обмене тканей его надземных и подземных органов показало незначительные количест-

Таблица 7. Интенсивность дыхания растений различных видов (мг CO_2 / 100 г сырой массы / ч) [8]

Растение	Дата							
	30.05	15.05	27.06	07.07	27.07	15.08	04.09	19.09
Водные								
Кувшинка чистобелая	—	60,5	43,8	71,3	86,0	47,5	50,4	52,1
Кубышка желтая	77,4	45,8	57,8	49,9	56,1	79,8	56,3	32,3
Камыш озерный	95,0	78,8	78,3	58,1	77,2	159,1	89,3	58,7
Рогоз широколистный	89,3	112,4	71,7	88,0	62,7	145,9	58,5	47,1
Частуха подорожниковая	58,3	11,1	78,3	74,1	96,4	159,7	79,4	83,6
Сухопутные								
Мать-и-мачеха	139,3	96,4	93,7	52,8	88,0	86,7	60,1	52,1
Пырей ползучий	112,2	101,4	175,2	134,2	109,6	157,1	123,8	72,6

Таблица 8. Активность пероксидазы в листьях кубышки желтой, отн. ед./г [208]

Тип листьев	Активность в относительных единицах на 1 г	
	свежей ткани	сухого вещества
Плавающие	9,4	53,6
Выходящие на поверхность	19,0	148,3
Погруженные растения	40,3	397,6
Погруженные растения без плавающих листьев	139,0	—

венные сдвиги в интенсивности дыхания и величине дыхательного коэффициента корней. Под влиянием затопления дыхательный коэффициент листьев несколько повысился, достигнув единицы. При этом обнаружены качественные отклонения в процессах дыхания: увеличился гликолиз, усилилась интенсивность работы пероксидазы. Появление листьев над водой после 3 сут их затопления сняло указанные изменения: интенсивность дыхания увеличилась, дыхательный коэффициент листьев стал меньше единицы, преобладал гексозомонофосфатный тип дыхания, активность пероксидазы снизилась. Таким образом, при полном затоплении манника ткани его приобретают ряд метаболических адаптаций, способствующих длительному существованию его без кислорода. При корневой гипоксии листья обеспечивают корни атмосферным кислородом [263]. Однако биохимическая адаптация не дает больших преимуществ при длительном затоплении, так как анаэробное дыхание энергетически менее эффективно, чем аэробное [302, 303]. У листьев кувшинки чистобелой и кубышки желтой дыхание в целом слабее,

чем у листьев некоторых других водных и сухопутных растений (табл. 7). Это связано с большей приспособленностью кувшинки и кубышки к недостатку кислорода в водной среде и более экономному его расходованию [8]. Листья рогоза широколистного, частухи подорожниковой, а также стебли камыша озерного почти не уступают по интенсивности дыхания листьям мезофита — мать-и-мачехи. У них дыхание слабее только, чем у листьев пырея ползучего.

Установлено, что основную роль в дыхании кубышки желтой играют железосодержащие ферменты [208]. Однако не удалось обнаружить, что в тканях ее листьев цитохромоксидазы и полифенолоксидазы активны. Вместе с тем обнаружена высокая активность пероксидазы, причем максимальна она в тех тканях, которые подвергаются действию кислородной недостаточности (табл. 8).

У ряски обнаружен 24-часовой ритм интенсивности поглощения кислорода и выделения CO_2 : низкий в первой и высокий во второй половине дня. Амплитуда колебаний уменьшается после 48 ч, дыхательный коэффициент составляет 1,2. Предположили [349], что ритмичность поглощения кислорода определяется ритмичностью пентозофосфатного окисления, из которого скорость поступления углерода в цикл трикарбоновых кислот контролируется активностью глицеральдегидрофосфат-дегидрогеназы. У элодеи канадской интенсивность дыхания возрастает при концентрации кислорода более 4—5 мл/л. Отсутствие влияния кислорода на дыхание (при концентрации его ниже 4 мл) объясняют наличием у нее воздушных межклетников, которые, по-видимому, снимают лимитирующий фактор диффузии кислорода из среды в клетку [116].

Дыхание водных растений зависит также от светового фактора. Эта зависимость сложная, так как свет обуславливает не только образование субстратов дыхания, но и образование O_2 . Сильный свет (50 тыс. лк) снижает темновое дыхание у элодеи [116].

Помимо перечисленных факторов на интенсивность дыхания водных растений в течение их вегетации влияет минеральное питание. Весной и осенью скорость дыхания и поглощения ^{32}P у побегов рдеста гребенчатого выше, чем летом и зимой. Весной это может обуславливаться активным ростом рдеста, а осенью — образованием у него семян. У корней рдеста интенсивность дыхания и поглощения ^{32}P достигает максимальных величин осенью, что может быть связано с активным развитием у них в это время клубневидных утолщений и также способом обогащения побегов фосфором за счет его перемещения из корней. Максимальная концентрация фосфора в тканях рдеста гребенчатого осенью, когда побеги и корни наиболее интенсивно поглощают его. Выделение P с поверхности рдеста происходит, видимо, путем выщелачивания и в незначительном количестве, поэтому не влияет на его содержание в воде [403].

Важным фактором воздействия на окислительно-восстановитель-

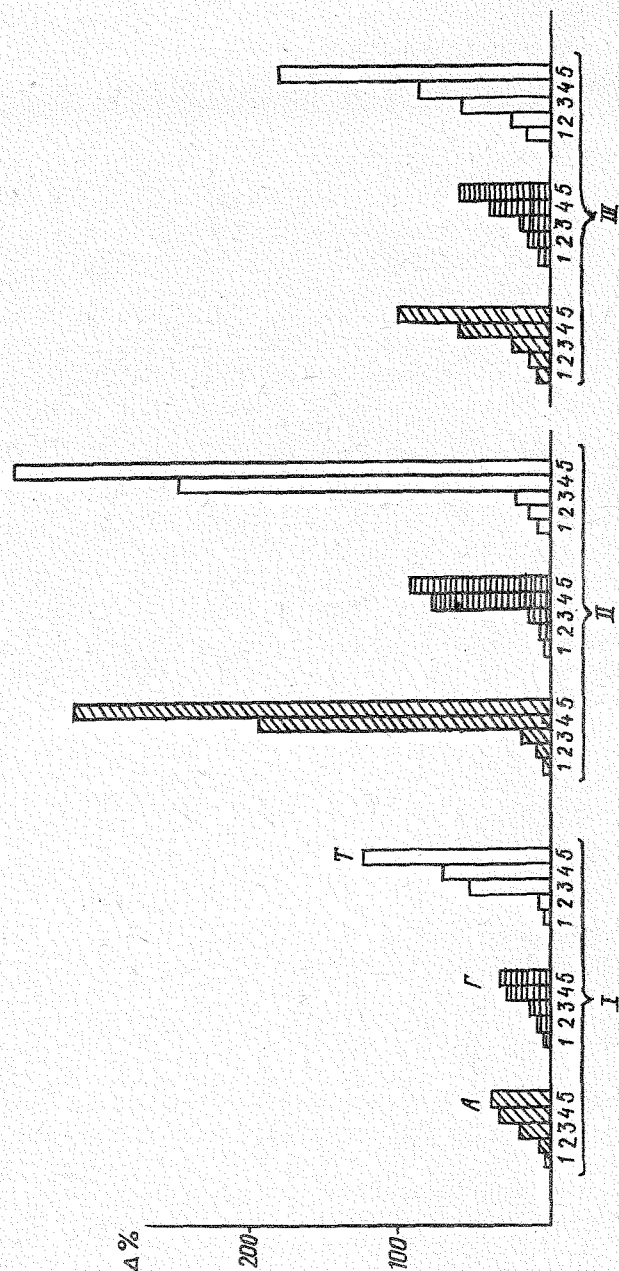


Рис. 19. Влияние экзогенных аминокислот на интенсивность дыхания тростника обыкновенного (I), рдеста пронзеннолистного (II), многокоренника (III) ($\Delta\%$ контроля).
Концентрация аминокислот: 1 — $15 \cdot 10^{-6}$ М, 2 — $25 \cdot 10^{-6}$ М, 3 — $428 \cdot 10^{-6}$ М, 4 — $124 \cdot 10^{-6}$ М, 5 — $428 \cdot 10^{-6}$ М; А — аланин, Г — глутаминовая кислота, Т — триптофан

Таблица 9. Влияние экзогенных аминокислот на дыхательный коэффициент (CO_2/O_2) высших водных растений

Концентрация аминокислот, М	Аланин	Глутаминовая кислота	Триптофан
Тростник			
Контроль	0,94	0,96	0,96
$142 \cdot 10^{-6}$	0,92	0,92	1,02
$428 \cdot 10^{-6}$	0,88	0,84	1,32
Многокоренник			
Контроль	0,75	0,74	0,76
$142 \cdot 10^{-6}$	0,72	0,69	1,32
$428 \cdot 10^{-6}$	0,37	0,42	0,28
Рдест пронзеннолистный			
Контроль	0,92	0,92	0,90
$142 \cdot 10^{-6}$	0,87	0,89	0,99
$428 \cdot 10^{-6}$	0,82	0,77	1,30

ные процессы при дыхании водных растений могут быть различные растворимые низкомолекулярные органические соединения, всегда присутствующие в природных водах. Так, аминокислоты в концентрациях обычных для природных вод или намного их превышающие вызывают усиление поглощения кислорода растениями (рис. 19). Это влияние зависит как от химической природы соединения, его концентрации, так и от биологических особенностей растений. Наиболее чувствительным к воздействию аминокислот оказался рдест — полностью погруженное в воду растение [222].

Изменение интенсивности дыхания у водных растений под влиянием экзогенных аминокислот сопровождается значительными изменениями величины их дыхательного коэффициента (табл. 9), что связано, по-видимому, с изменением характера окисляемого в процессе дыхания субстрата и типа дыхания.

Аланин и глутаминовая кислота, использованные в наших опытах, являются активными метаболитами. Поступая в растительную клетку из внешней среды они могут быть непосредственно использованы в качестве дыхательного субстрата, подвергаясь вначале окислительному дезаминированию с образованием соответственно пировиноградной кислоты и α -кетоглуттаровой и последующим их декарбоксилированием [107]. Уменьшение доли основного дыхательного субстрата — углеводов за счет обогащения растительных тканей экзогенными аминокислотами может изменить величину дыхательного коэффициента растений.

В растениях широко распространены ферментные системы, осуществляющие превращение триптофана в β -индолилуксусную кислоту, по своей структуре, являющуюся гетероауксином [122]. Таким образом, увеличение дыхательного коэффициента могло произойти за счет

58 **Таблица 10. Влияние экзогенных аминокислот на активность оксидаз у высших водных растений (в мл 0,1 н раствора КД/г сухой массы)**

Аминокислота	Фермент	Концентрация аминокислот, М					
		0 (контроль)	$15 \cdot 10^{-7}$	$15 \cdot 10^{-6}$	$25 \cdot 10^{-6}$	$142 \cdot 10^{-6}$	$428 \cdot 10^{-6}$
Тростник обыкновенный							
Аланин	Пероксидаза	29,0	29,0	46,6	62,4	73,8	84,5
	Полифенолоксидаза	14,9	14,9	13,2	12,3	10,1	7,4
Глутаминовая кислота	Пероксидаза	29,4	28,9	29,6	33,4	38,5	51,3
	Полифенолоксидаза	14,7	14,8	8,5	4,2	3,2	2,1
Триптофан	Пероксидаза	28,3	25,1	22,3	21,1	20,2	16,1
	Полифенолоксидаза	14,3	15,5	16,7	17,0	18,5	21,6
Многокоренник обыкновенный							
Аланин	Пероксидаза	26,3	31,9	47,7	53,3	75,1	89,5
	Полифенолоксидаза	11,1	11,0	9,6	6,7	4,7	3,14
Глутаминовая кислота	Пероксидаза	26,0	28,2	32,7	49,0	53,9	63,4
	Полифенолоксидаза	10,8	8,7	4,8	2,6	1,7	0,9
Триптофан	Пероксидаза	26,4	24,8	21,9	17,9	14,4	10,6
	Полифенолоксидаза	11,2	11,6	13,1	14,1	15,8	17,8
Рдест пронзеннолистный							
Аланин	Пероксидаза	26,4	30,0	38,7	45,7	57,2	62,3
	Полифенолоксидаза	0,88	1,64	2,64	4,40	17,6	21,4
Глутаминовая кислота	Пероксидаза	2,62	28,5	32,5	41,3	44,0	49,3
	Полифенолоксидаза	0,9	3,7	8,8	9,6	10,5	16,3
Триптофан	Пероксидаза	26,4	29,7	36,0	45,7	61,6	82,3
	Полифенолоксидаза	0,89	4,3	13,2	32,7	47,5	84,7

преимущественного использования в качестве дыхательного субстрата органических кислот, образование которых резко увеличивается под влиянием гетероауксина [206]. Но действие высоких концентраций растворимого органического вещества на дыхание гидрофитов может быть и косвенным. Значительная доля кислорода, содержащегося в воде, расходуется на химическое окисление органических веществ в процессе их минерализации. Количество кислорода, необходимое для дыхания растений резко снижается. В таких условиях в тканях растений накапливаются различные промежуточные соединения, вследствие чего дыхательный коэффициент гидрофитов может также резко снизиться. Снижение это тем сильнее, чем большая часть дыхательного субстрата остается в недоокисленном состоянии.

Изменение интенсивности дыхания у исследуемых высших водных растений сопровождается изменением активности некоторых оксидаз завершающего этапа окисления (табл. 10). У тростника и многокоренника под влиянием экзогенных аминокислот увеличивается активность пероксидазы и одновременно снижается активность полифенолоксидазы. Степень оказываемого влияния на активность этих ферментов находится в пропорциональной зависимости от концентрации аминокислот. Одновременное увеличение активности пероксидазы и полифенолоксидазы у рдеста под влиянием экзогенных аминокислот, вероятно, определяется спецификой окислительных систем этого растения, обеспечивающих способность погруженного растения выживать при недостатке кислорода.

Таким образом, как показали исследования, у водных макрофитов очень лабильные дыхательные системы, позволяющие быстро перестраивать направленность процессов метаболизма. Это свойство помогает им противостоять неблагоприятному воздействию окружающей среды. Исследование устойчивости к неблагоприятным условиям, в частности к анаэробизму, а также выяснение особенностей адаптации к нему имеют важное значение для понимания процесса формирования продуктивности высших водных растений.

Г Л А В А 4. ВОДООБМЕН У РАСТЕНИЙ

Водный обмен у растений имеет большое значение в их метаболизме и взаимосвязан со всеми происходящими в них физиологическими процессами. В настоящее время обобщены современные теоретические представления о свойствах и структуре воды, обуславливающие ее функцию в растительных клетках, тканях, органах растений, а также сведения о закономерностях и механизмах ее передвижения по растению, о гормональной регуляции процессов водообмена [175]. Созданы предпосылки к рассмотрению водного обмена растений как процесса, непрерывно меняющегося и неразрывно связанного с энергообменом [66, 211, 279]. На испарение 1 г воды при температуре 29 °С расходуется энергия, равная 583 кал. Если предположить, что листовая поверхность растения в аналогичных условиях испаряет 1 г воды за 1 ч, то это означает, что растение за указанный промежуток времени теряет 583 кал тепла. На испарение растением 1 моля воды при 25 °С расходуется 10,5 ккал. Активное поглощение воды корнем (до 20 % общего количества), транспорт воды через клетку, испарение ее и регуляция открывания устьиц также связаны с затратой энергии. Вода, поступающая в растение из почвы, почти полностью (97—99 %) испаряется листьями в процессе транспирации, которую рассматривают как уникальную черту энергетики экосистем [168]. Об активности испарения воды земноводными растениями можно судить по энергетическому бюджету, рассчитанному [295] для болота, заросшего рогозом (табл. 11). В энергетическом балансе водных и болотных экосистем существенную роль играют также заросли тростника [393].

Особенности водного обмена у воздушно-водных растений, особенно одного из его наиболее важных компонентов — транспирации, приобретают все большее теоретическое и практическое значение в связи с необходимостью проведения расчетов водного баланса водоемов и водотоков в условиях возрастающего антропогенного воздействия на круговорот воды в природе.

Таблица 11. Энергетический бюджет болота, заросшего рогозом [295]

Энергетические компоненты	Общее излучение за год		Излучение в течение вегетационного периода			
	ккал/м ²	%	общее		видимое	
			ккал/м ²	%	ккал/м ²	%
Солнечное излучение	1 292 000	100	760,00	100	379,000	100
Фотосинтез (валовой)	8,40	0,6	8,400	1,1	8,400	2,2
Отражение	439,000	34,0	167,00	22,0	11,400	3,0
Эвапотранспирация	413,000	32,0	292,00	38,4		
Теплопроводность — конвекция	431,000	33,4	293,000	38,5	359,000	94,8

4.1. СОСТОЯНИЕ ВОДЫ В ТКАНЯХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Вода в растительном организме находится во всех его органах и тканях, в которых осуществляются биохимические процессы. Кроме того, она сама является активным химическим соединением, принимающим участие в окислительно-восстановительных реакциях, синтезе, гидролизе вещества и т.п.

В растительной клетке вода находится в свободном состоянии. Она является средой, в которой происходят все процессы метаболизма. Вода, связанная коллоидами протоплазмы и осмотически активными веществами, обуславливает структурную устойчивость гидрофильным коллоидам протоплазмы.

Проведенные исследования водного обмена у различных видов высших водных растений, доминирующих в растительном покрове Кременчугского и Киевского водохранилищ, позволили выя-

Таблица 12. Оводненность листьев высших водных растений на Кременчугском водохранилище

Растение	Количество воды в летний период, %
Гелофиты	
Тростник обыкновенный	56,4—63,6
Рогоз узколистный	73,9—78,4
Сусак зонтичный	85,9—88,9
Плейстофиты	
Многокоренник обыкновенный	89,9—91,3
Сальвиния плавающая	90,7—92,7
Кубышка желтая	82,0—85,2
Гидатофиты	
Рдест пронзеннолистный	84,5—87,1

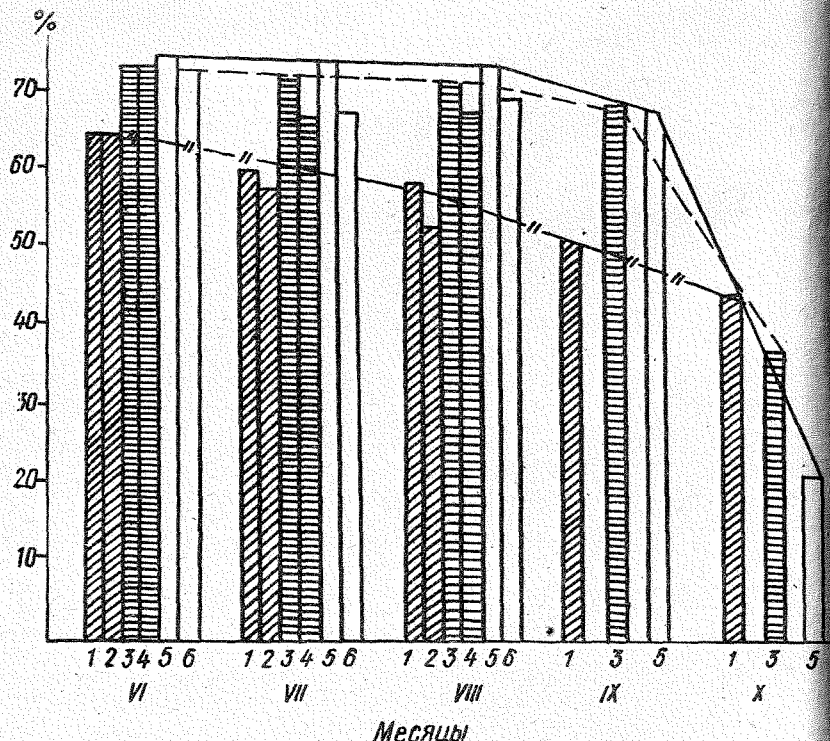


Рис. 20. Обводненность (%) листьев высших водных растений в летне-осенний период в Киевском водохранилище: прибрежная зона (1 — тростник, 3 — рогоз, 5 — камыш), вдали от берега (2 — тростник, 4 — рогоз, 6 — камыш)

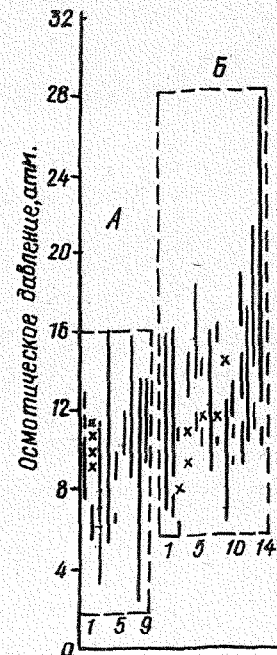
вить некоторые его особенности. Определение общей обводненности тканей (весовым методом) у растений различных экологических типов показало, что наименьшей обводненностью характеризуются гелофиты, особенно тростник (табл. 12). Среднее содержание влаги в его листьях колеблется в пределах 56–64 %. Самое высокое содержание воды в тканях свободноплавающих плейстофитов 89,0–90,7 %. Эти величины сохраняются на протяжении вегетационного сезона растений (рис. 20).

Водоудерживающая способность растительной клетки обуславливается количеством осмотически активных соединений, определяющих концентрацию клеточного сока, а также проницаемостью плазмолеммы и внутриклеточных мембран. Изменение концентрации клеточного сока может происходить "пассивно" в зависимости от содержания воды в клетке или "активно" — из-за колебаний количества растворенных веществ за счет расходования осмотически активных соединений, превращения нерастворимых углеводов в растворимые, а также поглощения солей из почвы.

Рис. 21. Осмотический спектр водных, болотных растений и растений низинных болот [404]: А — водные и болотные растения (1–4 — элодея канадская, кувшинка белая, хвостик обыкновенный, лютик водяной, рдест блестящий, уруть, кубышка желтая, орех водяной, 5–8 — шавель водный, частуха подорожниковая, камыш озерный, горец земноводный, 9 — рогоз узколистный); Б — растения низинных болот (1 — горец земноводный, 2 — окопник лекарственный, ирис водяной, 7 — калужница болотная, 14 — манник водяной, тростник обыкновенный)

Высокая концентрация клеточного сока, определяемая рефрактометрическим методом, обнаружена у тростника, что в сочетании с низкой обводненностью тканей свидетельствует о наличии у него одного из ксероморфных признаков:

Растение	Концентрация клеточного сока, %
Тростник обыкновенный	10,0–15,2
Рогоз узколистный	5,0–9,5
Камыш озерный	4,8–5,9
Сусах зонтичный	2,2–5,6
Горец земноводный	2,7–4,8
Рдест пронзеннолистный	2,9–5,3



Содержание клеточного сока у остальных исследованных видов гелофитов и у погруженного рдеста была одинаковой. Незначительные различия абсолютной и среднесезонной концентраций в разные годы, вероятно, обусловлены конкретными погодными условиями, влияющими на фотосинтез и обеспечение тканей осмотически активными веществами.

На протоплазму клеток постоянно влияет разница концентраций клеточного сока и внешнего раствора, что и определяет осмотический потенциал клетки. Максимальное, оптимальное и минимальное значения осмотического давления называют кардинальными точками гидратуры растения, которые свойственны данному виду и могут служить его экологической характеристикой [115]. Величину осмотического давления и амплитуду его изменений определяют факторы внешней среды — свет, температура, обеспеченность водой.

Величина осмотического давления у растений различных экологических типов колеблется в широких пределах — 500 — 9000 кПа. Ниже приведена амплитуда осмотического давления клеточного сока в листьях растений различных экологических типов [45]:

Растительные сообщества или местообитание растений	Осмотическое давление, кПа
Тундра (Хибины)	800–2000
Болото (восточно-европейская лесотундра)	1600–3000
Водные растения	500–1200

Лесостепная дубрава, древесные породы	1800–2200
Лесостепная дубрава, травы	800–1200
Субальпийские луга (Центральный Кавказ)	700–1600
Высокогорные скальные растения (Скалистые горы, США)	800–1800
Горное криволесье, хвойные (Скалистые горы, США)	3000–3600
Пустыни (Израиль, Египет)	7000–9000

При этом осмотическое давление у гело- и гидатофитов очень низкое, так как им в отличие от мезофитов не приходится преодолевать водоудерживающую силу почвы при поглощении воды. Были составлены "осмотические спектры" для водных, болотных растений и растений низинных болот [25]. Показано, что водные и прибрежно-водные растения характеризуются не только низким осмотическим давлением клеточного сока, но и узким диапазоном оптимального и максимального значений (рис. 21).

Величина осмотического давления зависит не только от условий обитания, но и от видовых особенностей высших водных растений (табл. 13) и их отдельных органов (табл. 14). Более высокие показате-

Таблица 13. Осмотическое давление клеточного сока листьев различных видов высших водных растений, атм

Растение	1970 г.	1971 г.
Тростник обыкновенный	8,3–13,4	7,7–9,7
Рогоз узколистный	4,0–7,8	3,1–5,9
Камыш озерный	4,2–4,9	3,3–4,4
Сусак зонтичный	2,7–4,4	2,4–4,7
Горец земноводный	2,1–3,8	2,4–3,6
Рдест пронзеннолистный	2,8–4,2	3,2–4,3

Таблица 14. Осмотическое давление клеточного сока (кПа) различных видов высших водных растений [317]

Растение	Корень	Лист
Водяная сосенка обыкновенная	940	1120
Кувшинка зубчатая	580	760
Виктория regia	580	760
Горец земноводный	—	960
Рогоз узколистный	—	880
Вахта трилистная	580	1120
Дербенник иволистный	—	1190

тели у воздушно-водных растений (у тростника), чем у водоплавающего горца и погруженного рдеста. Осмотическое давление клеточного сока у сусака низкое, что скорее всего связано с большой оводненностью его тканей. Эта величина зависит также от возраста органов и тканей водных растений. Например, у элодеи осмотическое давление в тканях листа возрастает по мере удаления от зоны роста (в его основании) к дифференцированным клеткам верхушки листа (рис. 22). При переходе от более старых к молодым листьям наблюдается обратный градиент. Осмотическое давление в самых нижних листочках у основания стебля составляет 11,1 атм, а в самых молодых листочках на верхушке

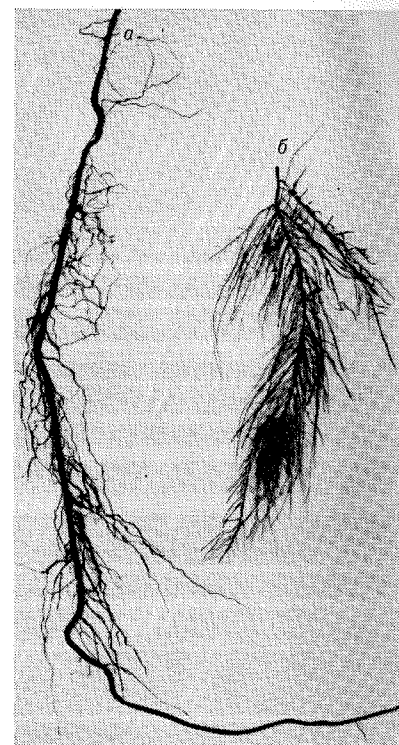
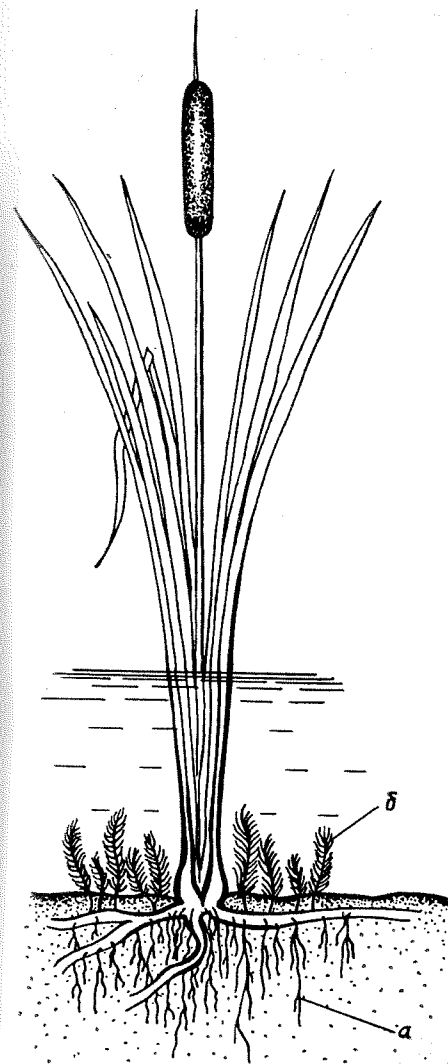


Рис. 2. Придаточные корни рогоза узколистного:
а — почвенные, б — водные

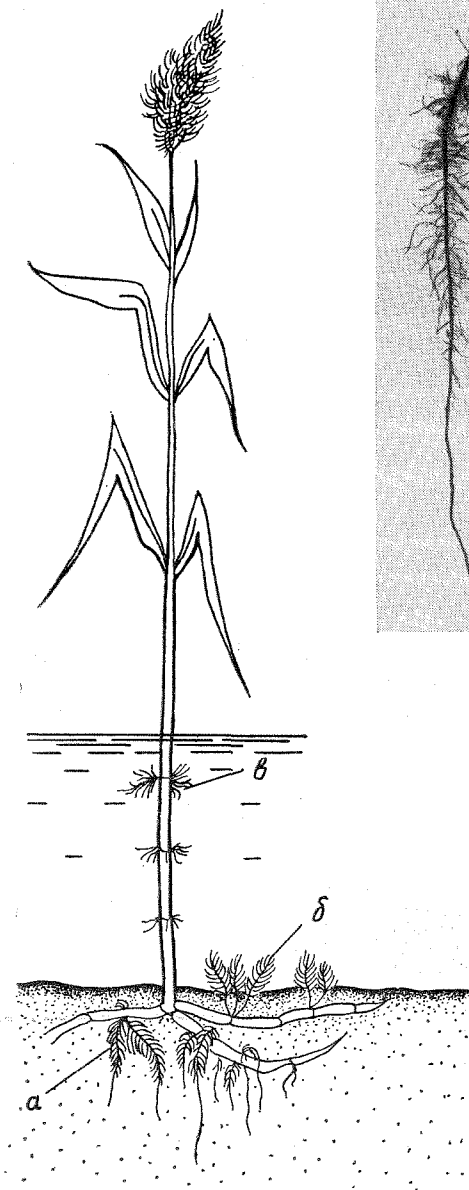


Рис. 3. Придаточные корни тростника обыкновенного:

a — корневищные почвенные,
b — корневищные водные,
δ — стеблевые

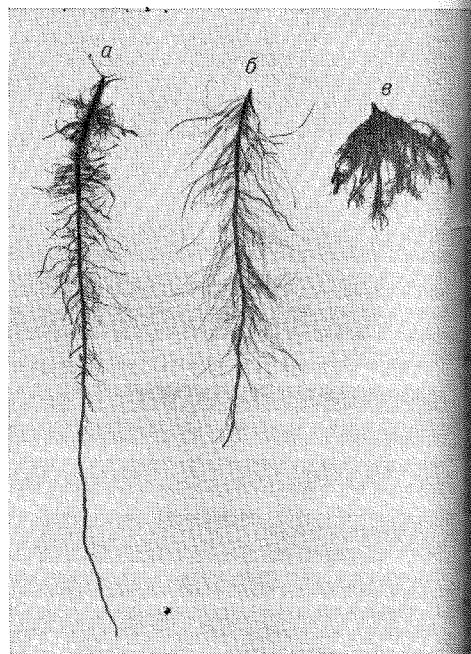
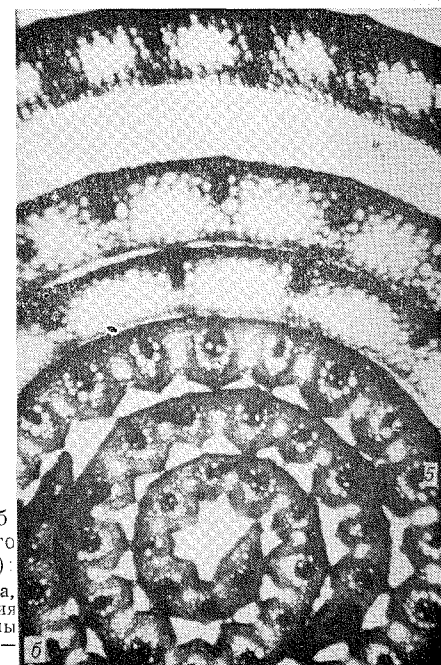
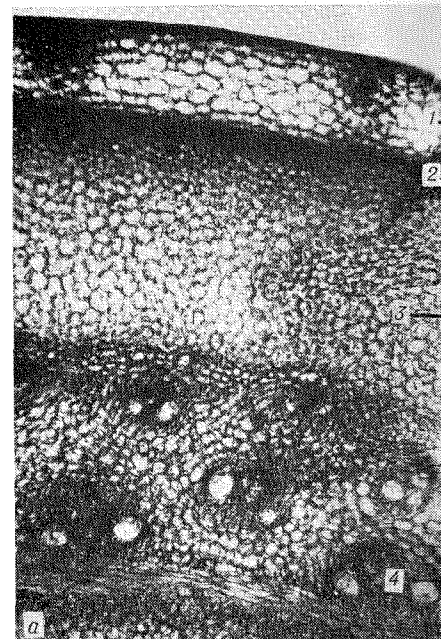


Рис. 4. Поперечный срез почки возобновления тростника обыкновенного размером 2—3 см (*a*) и 15—20 см (*b*):
 1 — покровная чешуя, 2 — склеренхима, 3 — паренхима (начало формирования аerenхимы, все клетки живые и заполнены протоплазмой), 4 — проводящий пучок, 5 — листья (×280)



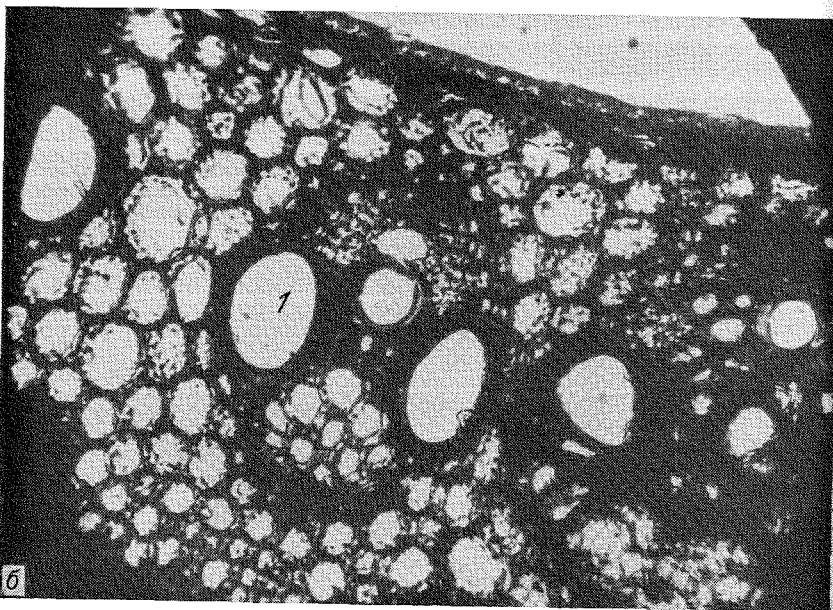
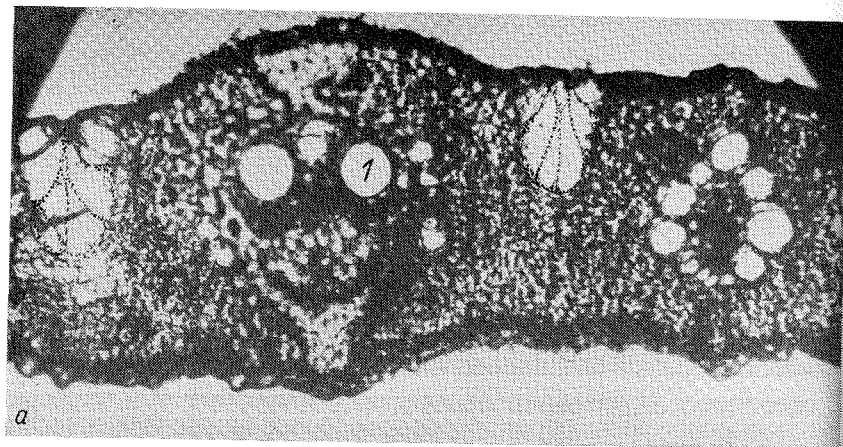


Рис. 5. Поперечный срез листа тростника обыкновенного:
1 — воздухоносные полости крупных сосудов; а — $\times 140$, б — $\times 280$

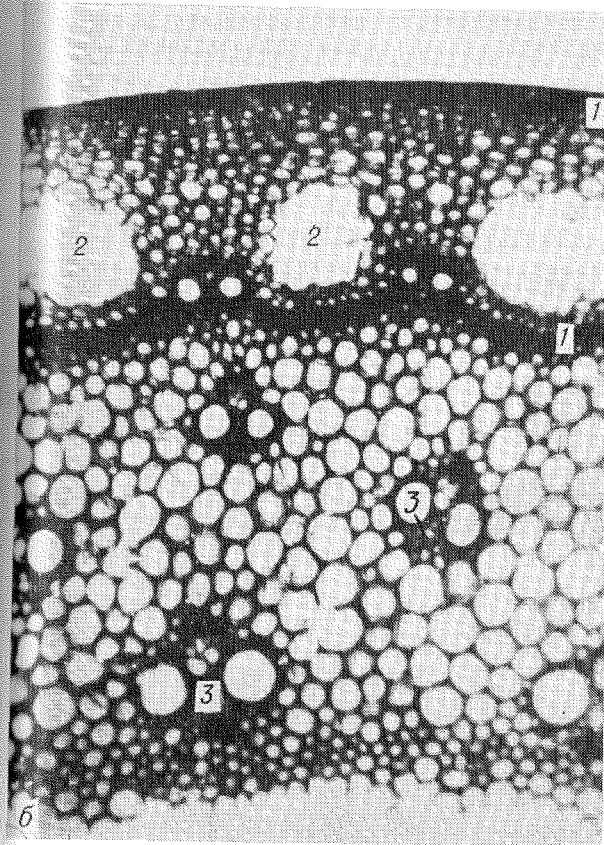
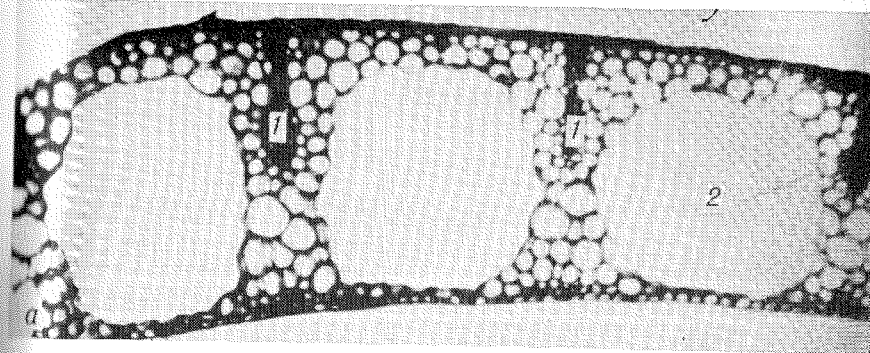


Рис. 6. Поперечное сечение стебля тростника обыкновенного:
а — влагалища листа, б — междоузлия стебля; 1 — склеренхима, 2 — воздушные полости, 3 — проводящие лучки ($\times 280$)

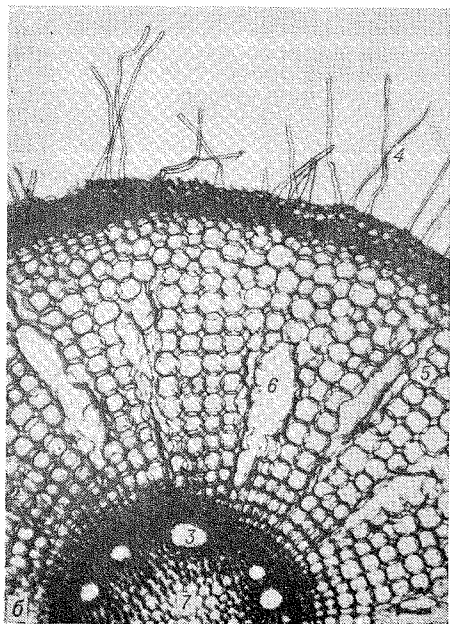
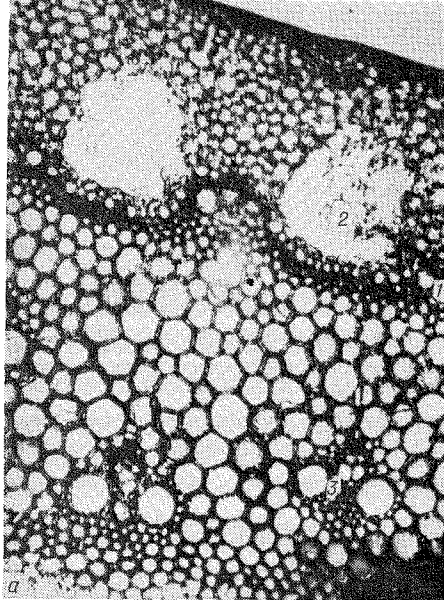


Рис. 7. Поперечный срез корневища (а) и корня (б) тростника обыкновенного:

1 — склеренхима, 2 — воздушные полости, 3 — проводящие пучки, 4 — корневые волоски, 5 — паренхима, 6 — воздухоносные каналы, 7 — центральный цилиндр ($\times 280$)

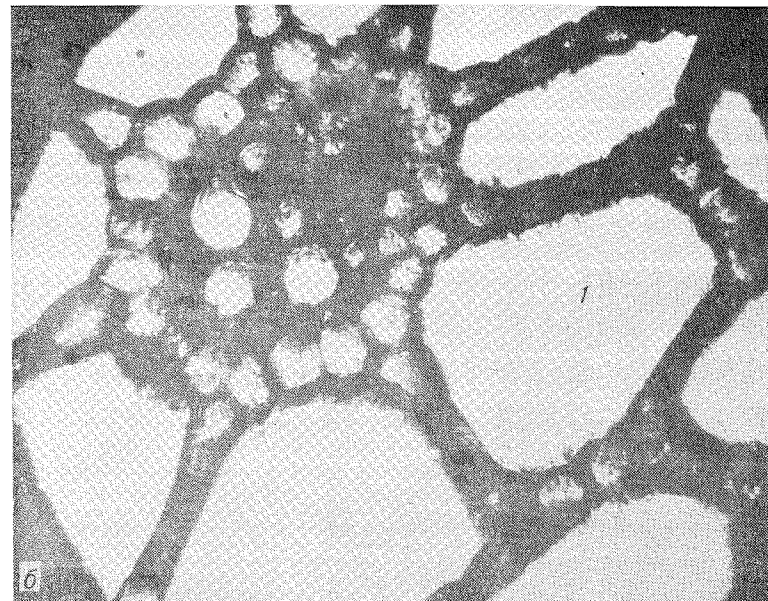
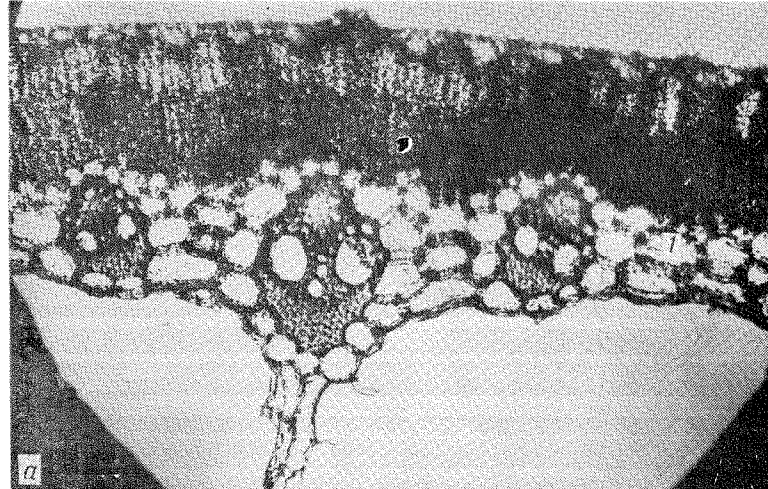


Рис. 8. Поперечный срез стебля камыша (а), листа сусака (б):

1 — воздушные полости ($\times 280$)

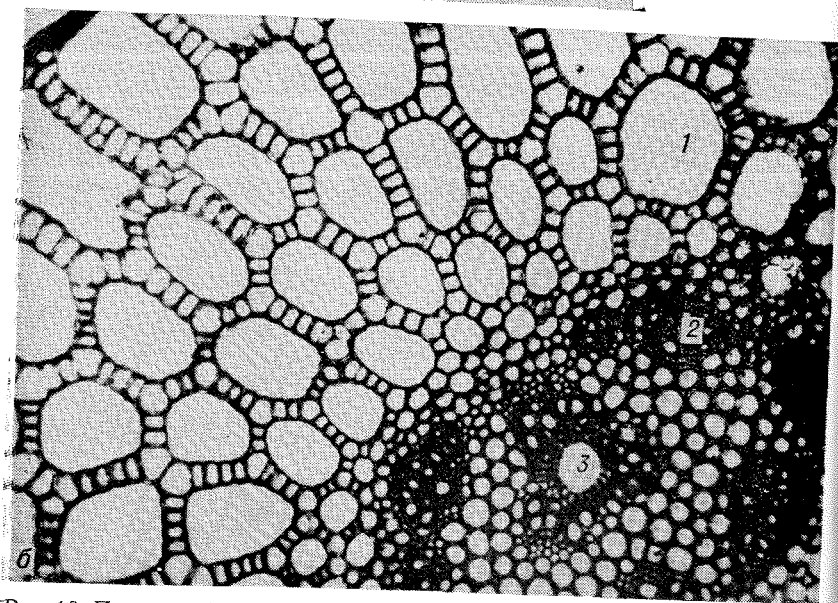
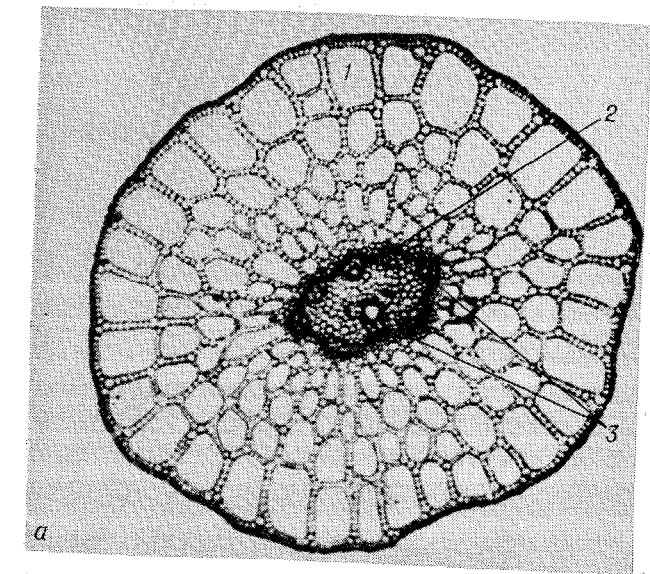


Рис. 10. Поперечный срез стебля рдеста пронзеннолистного:
1 — аэренхима, 2 — склеренхима, 3 — проводящие пучки; а — $\times 140$, б — $\times 280$



Рис. 12. Горец земноводный в прибрежной зоне.
а — воздушные листья, б — плавающие листья

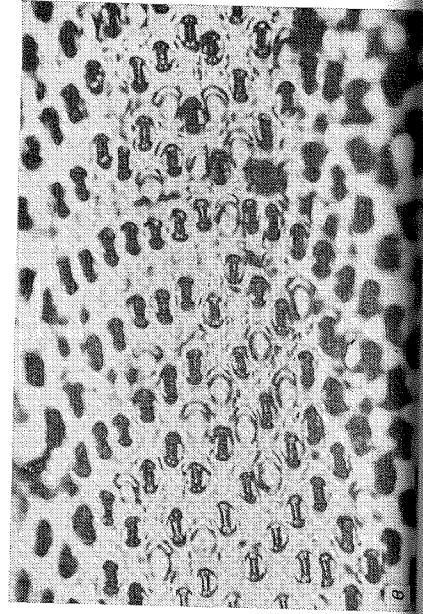
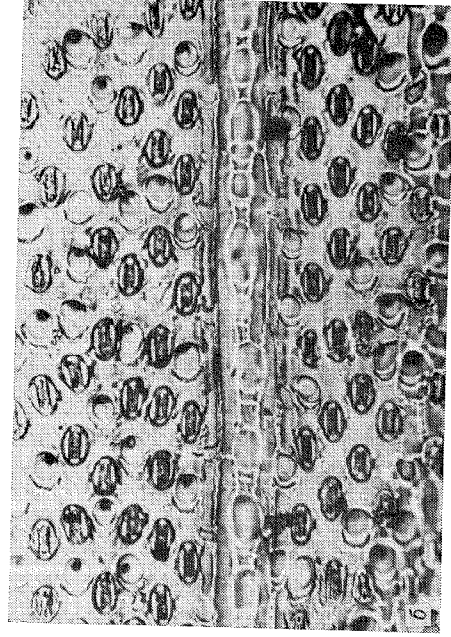
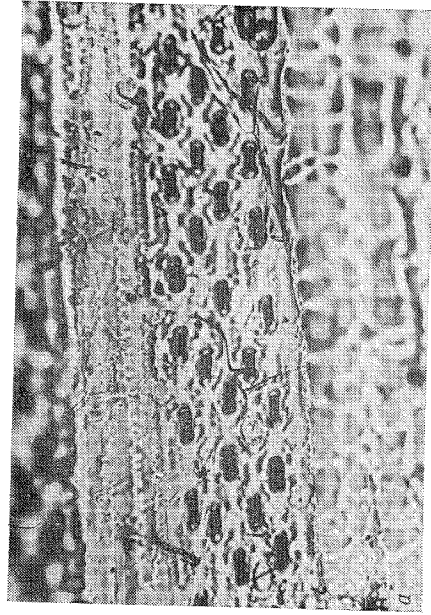


Рис. 24. Устьища верхнего яруса тростника обыкновенного:

а — верхний эпидермис листа, б — нижний эпидермис листа

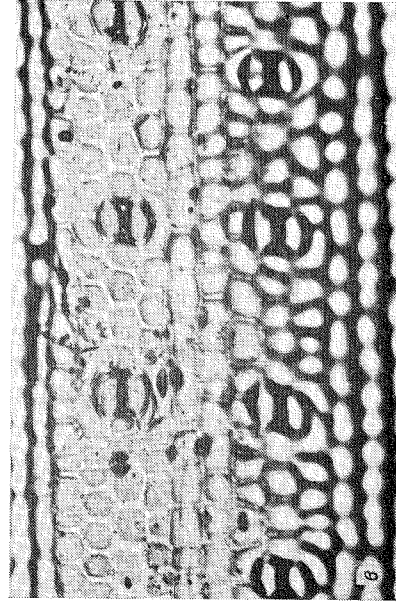
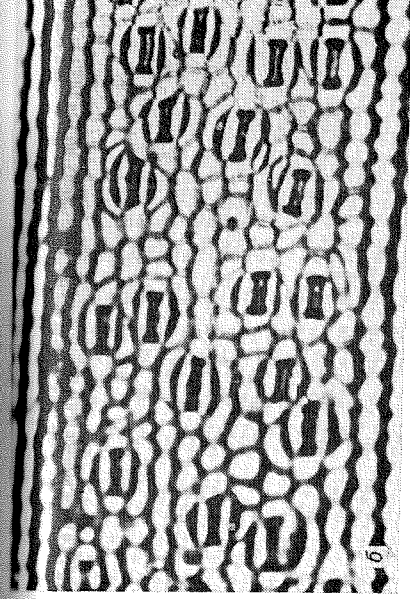
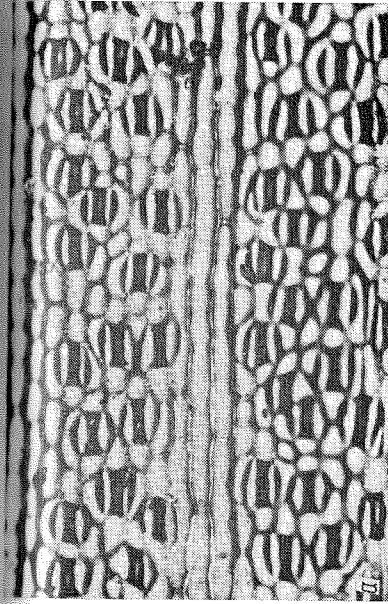


Рис. 25. Устьища верхнего эпидермиса рогаза узколистного:
а — верхняя часть листа, б — средняя, в — нижняя часть
($\times 360$)

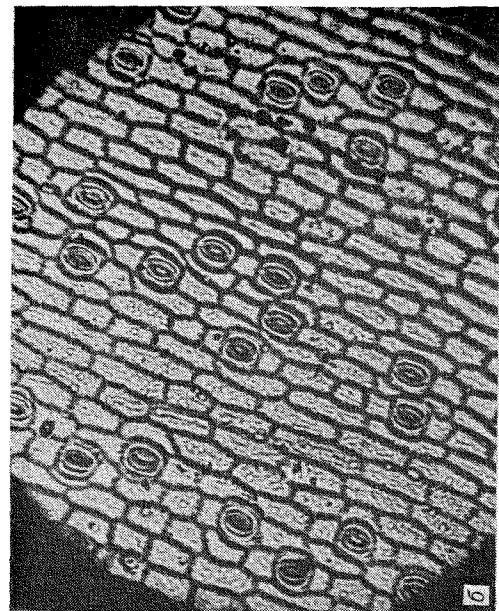
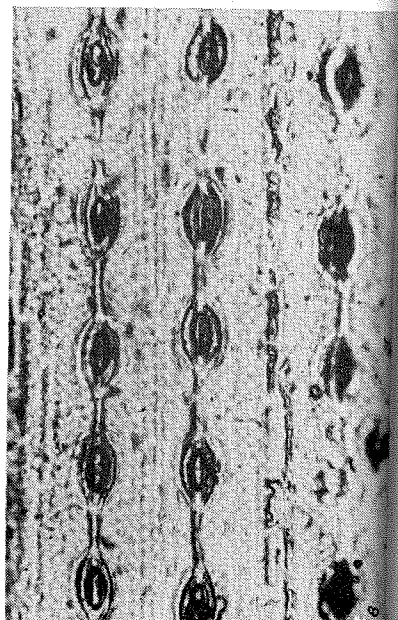
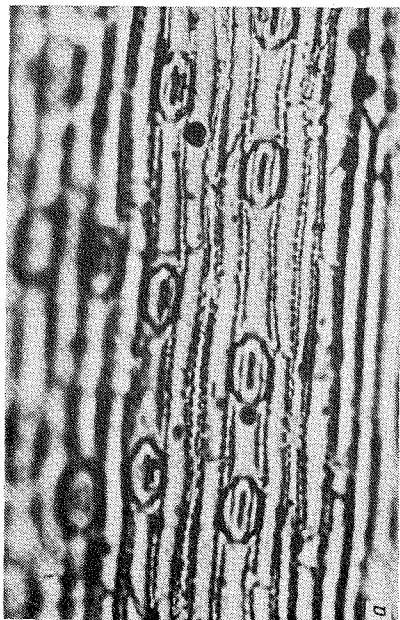


Рис. 26. Устьища верхнего эпидермиса манника большого (а), сусака зонтичного (б), камыша озерного (в) ($\times 360$)

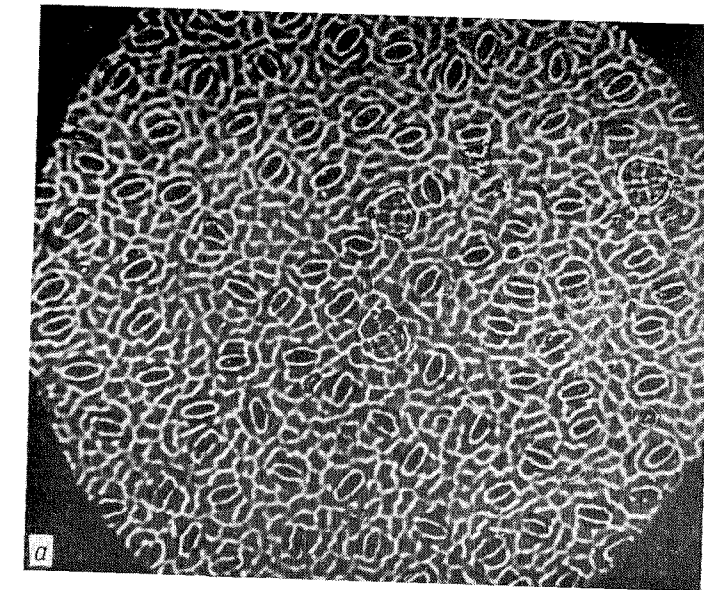
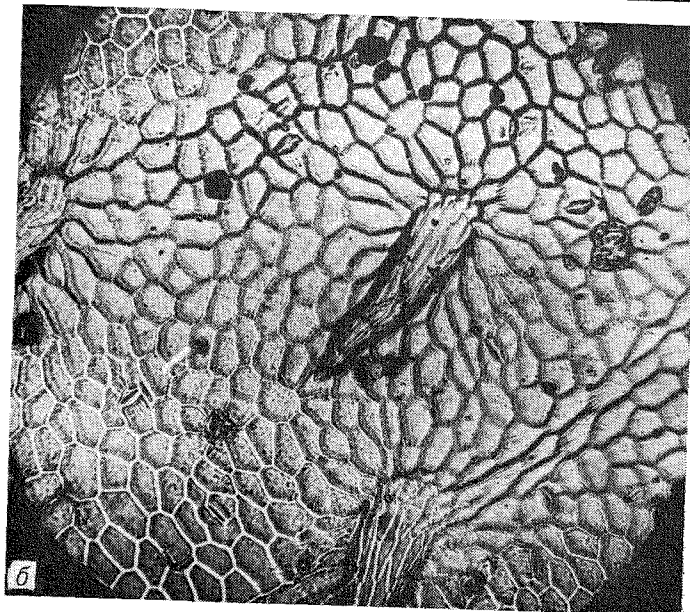


Рис. 27. Устьища горца земноводного:
а — верхний эпидермис, б — нижний эпидермис ($\times 360$)

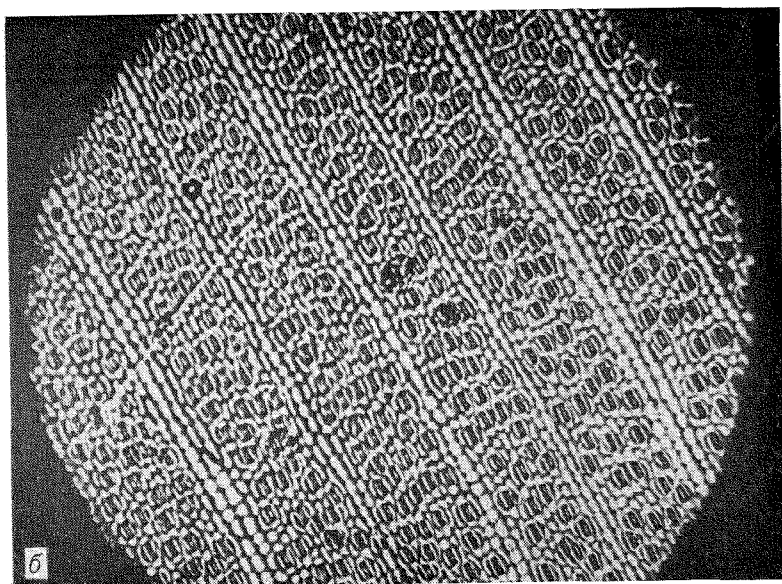
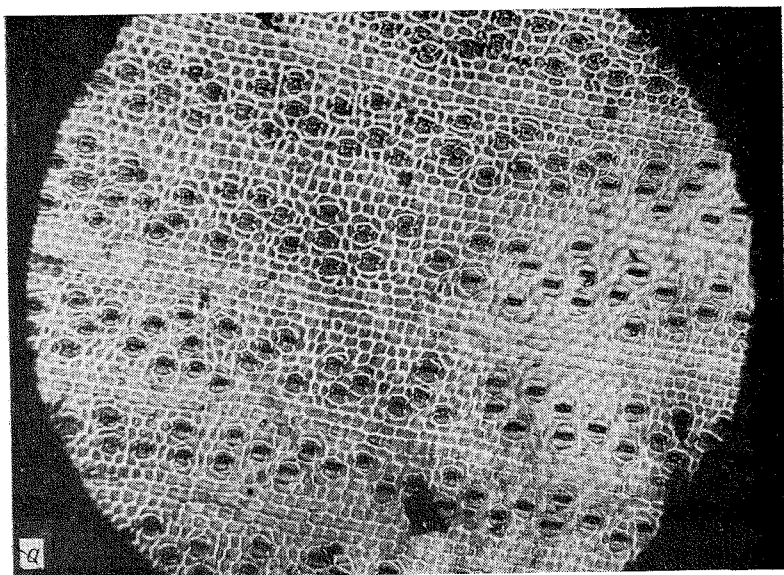


Рис. 28. Устьица рогоза узколистного:
а — на воде, б — на суше

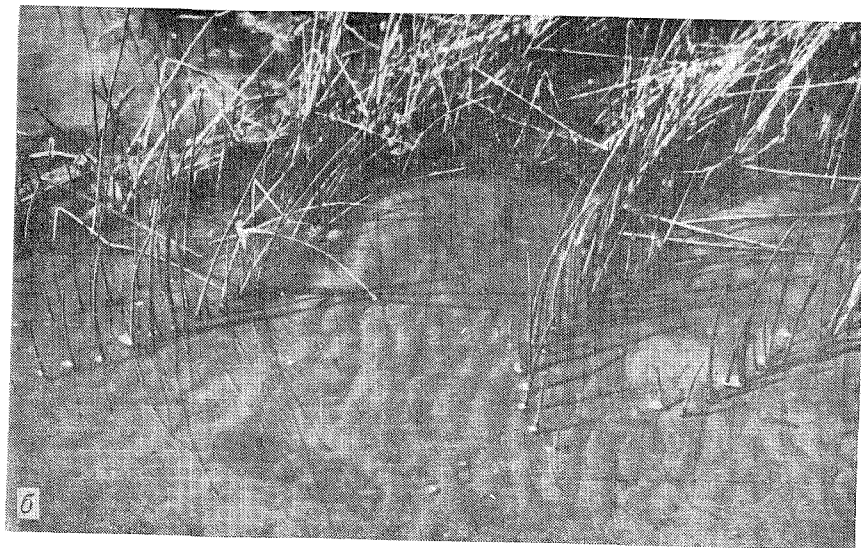
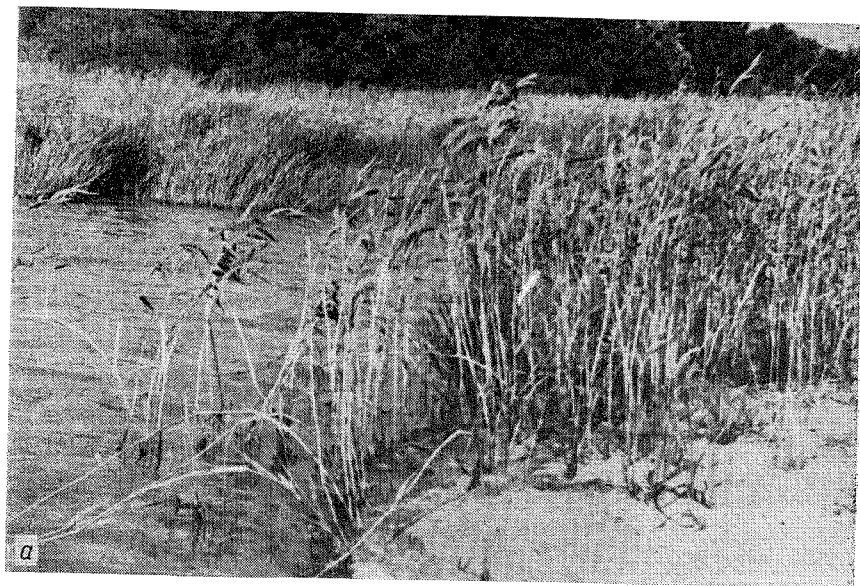


Рис. 39. Стелющиеся побеги тростника (а) и сытняга (б) в прибрежной части
Кременчугского водохранилища

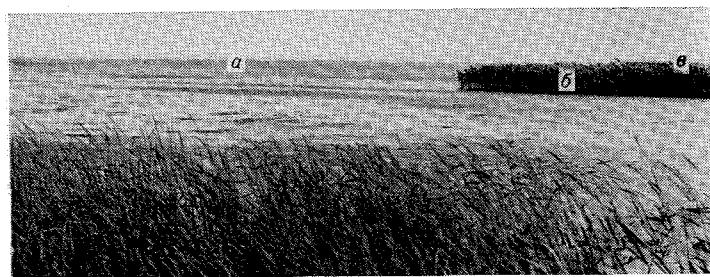
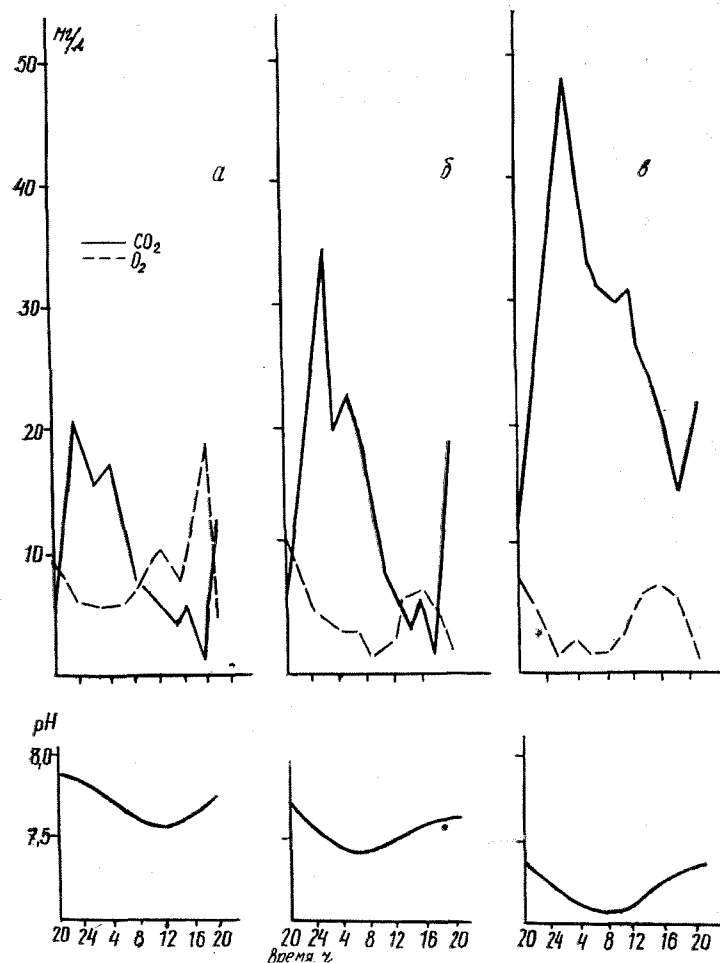


рис. 40. Влияние высших водных растений на газовый режим и pH воды:
а — чистоводье, б — 10 м от края заросли, в — 20 м от края заросли

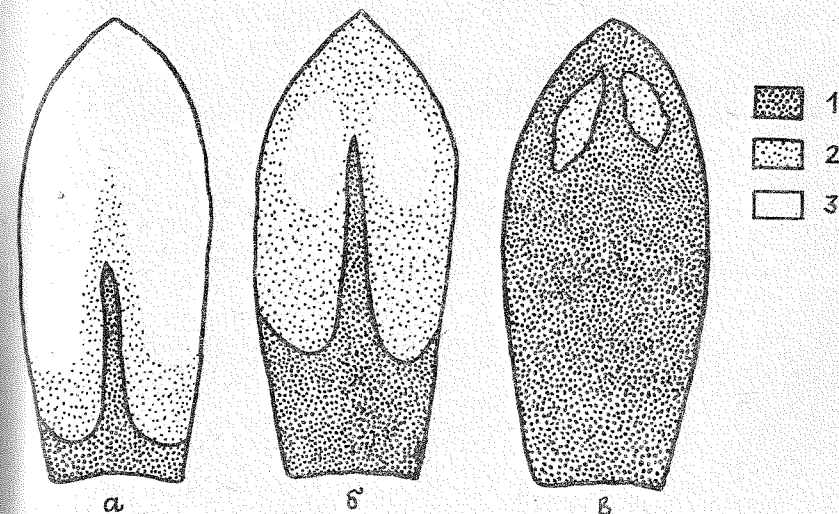


рис. 22. Осмотическое давление в пределах листовой пластинки элодеи [350]: а — плазмолиз в 0,3 М, б — 0,35 М, в — 0,45 М растворе сахарозы; 1 — сильный плазмолиз, 2 — состояние пограничного плазмолиза, 3 — отсутствие плазмолиза

побега — лишь 9,6 атм [317, 350]. Существенна разница осмотического давления у подводных и надводных листьев гетерофильных растений (табл. 17).

У погруженных в воду цветковых растений колебания осмотического давления наблюдаются также в течение суток и в зависимости от погодных условий. В хорошую ясную погоду оно увеличивается к полудню в результате фотосинтетического образования осмотически активных веществ. В пасмурную погоду давление снижается и вода выходит из клеток во внешнюю среду [17, 317]. Величину осмотического давления клеточного сока определяют осмотически активные вещества и электролиты. Важнейшими из них являются сахар, органические кислоты, соли минеральных и органических кислот. Сравнительное определение количества электролитов, выделившихся из листьев высших водных растений в дистиллированную воду, в которую они были погружены, проведенное с помощью электролитической ячейки и реохордного моста Р-38, показало, что наибольшее их количество в листьях тростника (табл. 16). У всех исследованных растений большое содержание электролитов — в июне и июле, т.е. в период максимального фотосинтеза (табл. 16).

Таблица 15. Осмотическое давление (атм) у подводных и надводных листьев [317]

Растение	Подводные листья	Надводные листья
Водяной орех	6,8	15,9
Водяная сосенка обыкновенная	9,6	15,0
Водяной лютик	8,5	19,5

Таблица 16. Экзоосмос электролитов (в обратных омах) у листьев высших водных растений на протяжении вегетации (Кременчугское водохранилище)

Растение	Июнь	Июль	Август
Тростник обыкновенный	88,0—89,1	89,9—176,0	75,0—89,3
Рогоз узколистный	53,4—53,6	51,6—69,0	42,7—50,0
Сусак зонтичный	40,3—70,0	71,5—141,3	49,8—60,2
Горец земноводный	59,1—80,5	91,0—108,6	59,2—67,3

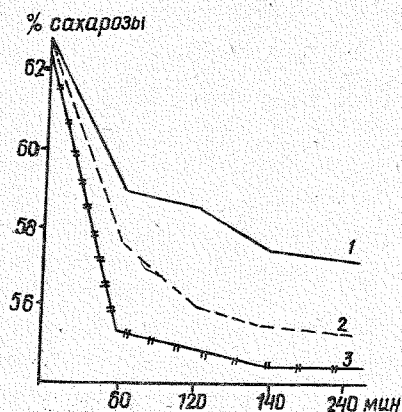


Рис. 23. Водоудерживающая способность листьев высших водных растений: 1 — тростник обыкновенный, 2 — горец земноводный, 3 — рдест пронзеннолистный

Установлено, что высокое осмотическое давление клеточного сока снижает активность воды в протоплазме, уменьшая скорость ее передвижения в оболочку клетки и сосудов. Это и обуславливает водоудерживающую силу клетки [175]. Предполагают, что водоудерживающая способность клетки определяется количеством осмотически активных соединений (ионов) и проницаемостью плазмолеммы и клеточных мембран. Существует также предположение о взаимосвязи изменений активности $\text{Na}^+ - \text{K}^+ = \text{АТФазы}$, проницаемости плазмолеммы для ионов и воды и состоянием внутриклеточной воды.

При исследовании способности удерживать воду¹ листьями высших водных растений различных экологических групп оказалось, что при воздействии на них водоотнимающего раствора сахаразы (концентрация — 63 %) ткани тростника более активно удерживают воду по сравнению с горцем и рдестом (рис. 23). При слабом обезвоживании листьев под воздействием метеорологических факторов вода в клетках удерживается осмотическими силами, что характерно для земноводных растений, испытывающих большее влияние тепла и ветра. Для укорененных в донных отложениях растений с плавающими листьями и тем более для полностью погруженных растений это менее характерно.

Осмотическое давление клеточного сока обуславливает также сосущую силу клеток и относится к числу факторов внеустыичной регуляции испарения. В летний период сосущая сила листьев тростника и рогоза в Кременчугском водохранилище составила соответственно

¹ Водоудерживающую способность клетки определяли методом М.М.Окунова, О.П.Левцовой [170].

Таблица 17. Фракционный состав воды в листьях высших водных растений

Растение	Фракция воды, %		Общее количество воды, %
	связанная	свободная	
Тростник обыкновенный	39,9—45,8	16,5—17,8	56,4—63,6
Рогоз узколистный	23,4—40,8	33,1—55,0	73,9—78,4
Камыш озерный	28,6—40,2	31,8—54,9	72,0—83,5
Горец земноводный	16,4—23,5	51,1—53,3	69,7—74,6
Рдест пронзеннолистный	12,1—19,7	67,4—72,4	84,5—87,1

8,1 и 5,3 атм. У земноводных растений наблюдается увеличение сосущей силы клеток от базальной к апикальной части растений, т.е. снизу вверх. Особый интерес представляют растения, укорененные на дне водоема с плавающими листьями [318]. Сосущая сила этих листьев не достигает величины, достаточной для обеспечения их водой. Если убить корневища нимфейных, листья засыхают. Если умертвить корневище стрелолиста минутным погружением в кипяток, а затем поставить растение в свежую воду, то листья этого растения остаются свежими.

Показателем внутриклеточного водообмена может служить соотношение свободная/связанная вода. Внутриклеточный водообмен (процессы гидратации и дегидратации) зависит не только от физиологического состояния растения, т.е. от обмена веществ, общего энергетического состояния протоплазмы, но и от структуры и термодинамических свойств молекул воды и гидрофильных соединений цитоплазмы.

"Связывание" воды путем гидратации — одна из причин ее стабилизации в клетке. Вместе с тем связанная вода, несмотря на взаимодействие с неводными компонентами, не теряет способность к перемещению молекулы из одного положения равновесия в другое, т.е. к молекулярной динамике. Но это взаимодействие значительно повышает энергетический барьер, затрудняющий передвижение молекулы, вследствие чего увеличивается время релаксации (пребывания молекул в данном положении равновесия) и требуется большая энергия активации самодиффузии воды. Как известно, самодиффузия происходит за счет энергии, направленной на преодоление барьера, разделяющего соседние положения молекул. Эта энергия называется энергией скачка и равна 4,6 ккал·моль⁻¹. "Связывание" воды повышает водоудерживающую способность протоплазмы клеток и тканей [175].

Среди исследованных гелофитов самое высокое содержание связанной¹ воды обнаружено у тростника обыкновенного. По сравнению с ним рогоз узколистный и камыш озерный содержат в 1,5—1,7 раза меньше связанной воды, но в 2 раза больше свободной (табл. 17). Са-

¹ Свободная и связанная вода определены методом Н.А.Гусева.

Таблица 18. Водный дефицит в листьях растений различных местообитаний [45]

Растительное сообщество или местообитание	Водный дефицит, %	
	реальный*	сублетальный
Водные и прибрежные растения	0,1–3,0	5–15
Ель, кустарнички, травы	0,1–12	14–55
Лесостепная дубрава: ранневесенние эфемероиды	1,5–13	26–41
летневегетирующие травы	3,0–40	40–68
Сухие степи	2,0–25	35–80
Пустыни Средней Азии	от 3,0 до	46–53

* Реальный водный дефицит — дефицит влаги в природных условиях.

Таблица 19. Водопоглощающая способность листьев высших водных растений в Кременчугском водохранилище

Растение	Место обитания	Водопоглощающая способность (% на 100 г абсолютно сухого вещества)
Тростник обыкновенный	Вода	25,9–26,9
	Суша	29,8–30,0
Рогоз узколистный	Вода	13,0–13,8
Камыш озерный	Вода	11,4–13,9
	Суша	13,9–14,4
Сусак зонтичный	Вода	1,9–3,4
	Суша	8,2–11,8
Горец земноводный	Суша	17,8–18,8

нию с рогозом, камышом, горцем и сусаком. Кроме того, у тростника активнее накапливаются осмотически активные вещества, "связывающие" воду в растительных клетках. Следует отметить, что у тростника, обитающего в Кременчугском водохранилище, южном Таджикистане [204] и в дельте р. Селенги [14], проявляются одни и те же свойства.

4.2. УСТЬИЧНЫЙ АППАРАТ И ИСПАРЯЮЩАЯ ПОВЕРХНОСТЬ ЛИСТЬЕВ ЗЕМНОВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Одна из наиболее важных характеристик водного режима растений — транспирация. Она является верхним концевым двигателем, обеспечивающим наряду с корневым давлением (нижним концевым двигателем) передвижение воды по растению. У высших водных растений транспирация свойственна лишь растениям, имеющим воздушные или плавающие на поверхности воды листья. Транспирация бывает устьичная и кутикулярная. При устьичной транспирации водяной пар, образовавшийся в межклетниках растений, диффундирует в атмосферу через устьица. Интенсивность устьичной транспирации зависит от количества устьиц на единице площади листа. Кутикулярная транспирация — это испарение воды всей поверхностью листа и зависит она от целого ряда условий: температуры листьев, скорости ветра, влажности воздуха, толщины кутикулы. У взрослых листьев мезофитов кутикулярная транспирация в 10–20 раз слабее устьичной. У растений влажных местообитаний она равна устьичной или существенно превосходит ее.

Устьичный аппарат растений — важнейший регулятор процесса диффузии водяного пара из тканей листа в окружающую его атмосферу. Изменяя величину устьичных отверстий, растение одновременно регулирует поступление CO_2 в лист и потерю воды при транспирации. Степень открытия устьичных щелей и связанное с ней устьичное сопротивление диффузии зависят от изменения внешней среды (света, температуры, влажности воздуха и условий водоснабжения) и внутреннего состояния растения, характеризующегося парциальным давлением CO_2 в системе межклетников, состоянием гидратации растения, ионным балансом и фитогормонами, из которых гиббереллиновая и цитокининовая кислоты способствуют их закрытию. Кроме того, на состояние устьиц влияют возраст листьев и стадия развития (вегетативная или репродуктивная фазы), а также эндогенные суточные ритмы [119]. Характерным приспособлением для увеличения транспирации растений влажных мест обитания являются приподнятые устьица, большая листовая поверхность, тонкая кутикула [123].

мое низкое содержание связанной воды (в 3 раза меньше, чем у тростника у полностью погруженного растения — рдеста пронзеннолистного, не испытывающего дефицита воды в силу специфики местообитания. У него же самое высокое содержание свободной воды — в 4 раза выше, чем у тростника и в 2 раза выше, чем у рогоза и камыша. Содержание связанной и свободной воды в плавающих листьях горца земноводного несколько выше, чем у полностью погруженных, но значительно ниже, чем у земноводных растений.

Реальный водный дефицит — величина изменчивая, зависящая от конкретных условий водоснабжения или погоды в тот или иной период, она отражает динамику условий увлажнения и отчасти соотношение между расходом и поступлением воды в растения.

Показательной экологической характеристикой водного режима растений является сублетальный водный дефицит. Он характеризует выносливость растений к потере воды и выражает предельную величину потери воды, при которой растение еще сохраняет жизнеспособность и возможность восстановления нормальной оводненности тканей. Величина сублетального водного дефицита постоянна и не зависит от кратковременных изменений водоснабжения (табл. 18).

Сравнительное изучение способности высших водных растений существовать в искусственно вызванном дефиците влаги и последующих водопоглощающих возможностей показало, что у тростника более выражена способность переносить потерю воды с наименьшим ущербом для функционирования (табл. 19). У него большая водопоглощающая сила при снабжении водой после значительной потери влаги по сравнению

Таблица 20. Количество устьиц в листьях высших водных растений [25]

Растение	Количество устьиц в 1 мм ² листовой поверхности	
	верхняя сторона	нижняя сторона
Тростник обыкновенный	757,9	935,0
Камыш озерный	212,0	—
Рогоз широколистный	501,6	485,7
Сусак зонтичный	48,9	43,7
Ежеголовник простой	106,2	84,8
Частуха подорожниковая	40,1	29,9
Стрелолист стрелолистный	43,1	47,3
Телорез обыкновенный	39,7	38,7

Изучая диффузное сопротивление листьев тростника и калужницы, установили, что устьица работают не на пределе своих анатомических возможностей, т.е. всегда имеются неиспользованные резервы для увеличения транспирации [118].

Устьица чаще располагаются на нижней стороне листа (у мезофитов). У ксерофитов они встречаются и на верхней стороне листа [175]. У гелофитов

устьица находятся на обеих сторонах листа, но количество их различно (табл. 20). У кубышки с плавающими листьями на верхней несмачиваемой кожистой поверхности много устьиц (410 устьиц в 1 мм² листовой поверхности), которые не закрываются на ночь. На нижней поверхности устьица отсутствуют, но есть особые клетки — гидропоты, необходимые, вероятно, для улучшения водообмена [25].

Даже на одном и том же растении листья могут очень различаться как по расположению, так и по числу устьиц. В "теневых" листьях, например, число устьиц на единицу поверхности обычно меньше, чем у "световых". Несмотря на незначительную площадь, занятую устьицами (1–3 %) [119, 123], диффузия водяного пара через них составляет до 50–60 % испарения со свободной поверхности. Объяснение этому дает так называемый краевой эффект, согласно которому у краев отверстия или у стенок сосуда с водой диффузия идет быстрее, чем в середине, так как здесь диффундирующие частицы оказывают меньшее влияние друг на друга и могут быстрее рассеиваться в пространстве. Поэтому, чем больше отношение периметра к площади отверстия (а оно тем больше, чем меньше диаметр), тем быстрее испарение или диффузия. Согласно закону Стефана, испарение с малых поверхностей пропорционально их диаметру, а не площади. Если число отверстий в перегородке, отделяющей влажный воздух от окружающей атмосферы, увеличивается, а промежутки между ними уменьшаются, то диффузия замедляется, приближаясь к величине испарения из открытого сосуда.

После закрытия устьиц потери воды определяются уровнем кутикулярной транспирации. У мягколистных растений кутикулярная транспирация составляет в среднем 1/3–1/10 общей транспирации, а у жестколистных — только 1/10–1/50 [119].

Проведено исследование строения, размещения и количества устьиц у доминирующих в фитоценозах высших водных растений (тро-

Таблица 21. Количество устьиц в 1 мм² листьев высших водных растений, обитающих в различных экологических условиях

Растение	Место обитания	Устьицы, шт.
Тростник обыкновенный	Вода	410±3,75
	Суша	803±4,57
Рогоз узколистный	Вода	403±3,41
	Суша	866±1,96
Горец земноводный	Вода	216±3,21
Сусак зонтичный	Вода	75±1,78

Таблица 22. Количество устьиц в 1 мм² листьев тростника разных ярусов

Ярус растения	Место обитания	
	Вода	Суша
Верхний	410±3,75	803±3,57
Средний	392±5,30	625±5,31
Нижний	295±3,57	464±3,24

Таблица 23. Характеристика травостоя и проективное покрытие высших водных растений на Страховском участке Киевского водохранилища, 1982 г.

Растение	Время определения	Количество растений в 1 м ² (шт.),		Проективное покрытие, %
		зеленых	сухих (сухой)	
Тростник обыкновенный	июнь — июль	68–73	20–22	83–85
Рогоз узколистный	июнь — июль	47–50	7–18	69–78
Камыш озерный	июнь — июль	121–164	нет	28–40

стника обыкновенного, камыша озерного, рогоза узколистного), а также у типичных для водоемов Украины (манника, горца, сусака). Устьичный аппарат тростника обыкновенного представлен на фотографии слепков устьиц верхней и нижней сторон листовых пластинок, а также влажной части листьев (рис. 24), сделанной по методу Ю. Молотовского с помощью растворенной в ацетоне фотопленки [31]. Показано, что устьица у исследованных высших водных растений отличаются не только по форме, но и по величине, количеству и расположению их на поверхности растений. На верхней стороне листовой пластинки устьиц меньше, чем на нижней. Особенно много устьиц на влажной части листа. У листьев верхнего яруса тростника обнаружены элементы ксероморфной структуры: устьица меньше и их больше на единицу площади, чем у листьев нижнего яруса.

У рогоза узколистного устьица крупнее, чем у тростника обыкновенного (рис. 25). Расположены они на верхней и нижней сторонах листа, цветonoсном побеге над и под соцветием. У длинных ремневидных листьев устьичный аппарат имеет ксероморфные признаки строения у основания листа до его верхней части, где устьица меньше и их количество больше. Устьица у камыша озерного, манника большого, сусака зонтичного и горца земноводного крупнее, чем у тростника обыкновенного и отличаются по форме (рис. 26–27).

Таблица 24. Морфометрические показатели тростника обыкновенного в различных экологических условиях Киевского водохранилища

Дата исследования, место произрастания	Статистическая характеристика	Длина листа среднего яруса, см	Количество зеленых листьев, шт.	Диаметр влагалищной части листьев, см			Площадь листовой пластинки, см ²	Площадь влагалищной части листа, см ²	Общая листовая испаряющая поверхность зеленой надводной части, см ²	Высота надводной части, м
				верх	низ	середины				
17.08.1982 г. Вдали от берега на мелководных участках	M	45,39	15,54	0,31	1,00	0,53	1045,34	336,77	1382,07	3,10
	σ	3,11	1,82	0,04	0,15	0,11	304,37	81,99	369,23	0,50
	m	0,61	0,36	0,01	0,03	0,02	59,69	16,08	72,41	0,17
	CV	6,86	11,69	13,27	15,32	21,25	29,12	24,52	26,71	5,37
	M	70,96	10,08	0,31	0,76	0,69	682,62	278,92	961,54	2,95
Замкнутый высоководный водоем	σ	2,65	1,73	0,07	0,12	0,11	209,24	79,51	273,79	0,26
	m	0,53	0,35	0,01	0,02	0,02	41,85	15,90	54,76	0,08
	CV	6,46	17,16	23,30	15,76	15,55	30,65	28,51	28,48	8,66
	M	42,10	11,70	0,37	0,88	0,52	684,49	269,19	953,68	3,10
	σ	3,47	2,11	0,11	0,08	0,07	171,64	41,22	193,02	0,50
16.09.1982 г. Вдали от берега на мелководных участках	M	31,65	9,90	0,33	0,79	0,53	445,72	227,47	673,19	2,90
	σ	3,93	2,03	0,09	0,13	0,12	191,89	64,69	245,12	0,29
	m	1,24	0,64	0,03	0,04	0,04	60,68	20,46	77,51	0,08
	CV	12,42	20,45	27,60	16,12	22,87	43,05	28,44	36,41	10,18
	M	41,95	10,00	0,34	0,90	0,58	638,09	325,39	963,48	2,86
Замкнутый высоководный водоем	σ	3,49	1,16	0,09	0,05	0,08	107,10	37,98	128,59	0,30
	m	1,10	0,37	0,03	0,15	0,03	33,87	12,01	40,66	0,10
	CV	8,32	11,55	25,55	5,22	13,91	16,79	11,67	13,35	10,43

Таблица 25. Морфометрические показатели рогоза узколистного в различных экологических условиях Киевского водохранилища

Дата исследования, место произрастания	Статистическая характеристика	Ширина листа, см	Длина среднего листа, см	Количество зеленых листьев, шт.	Испаряющая поверхность листьев, см ²	Длина цветоноса, см	Диаметр цветоноса, см	Испаряющая поверхность цветоноса, см ²	Общая испаряющая поверхность верхушки надводной части, см ²
19.07.1982 г. Вдали от берега на мелководных участках	M	0,70	101,25	5,57	794,48	104,30	0,34	263,17	1087,56
	σ	0,07	12,68	0,63	182,82	10,34	0,13	50,12	214,09
	m	0,01	2,32	0,11	33,38	1,89	0,02	9,15	39,09
	CV	9,75	12,52	11,25	23,01	9,92	39,22	19,05	20,25
	M	0,63	98,12	5,23	657,86	102,38	0,23	235,23	893,07
Прибрежная зона	σ	0,06	14,83	0,77	210,66	14,52	0,11	44,00	233,53
	m	0,01	2,71	0,14	38,46	2,65	0,02	8,03	42,64
	CV	9,80	15,12	14,79	32,02	14,19	46,26	18,71	26,15
	M	0,68	107,55	5,36	793,17	114,00	0,29	308,11	1101,21
	σ	0,05	9,18	0,85	198,69	13,31	0,06	51,55	244,35
17.08.1982 г. Вдали от берега на мелководных участках	m	0,01	1,68	0,16	36,28	2,43	0,01	9,41	44,61
	CV	7,45	8,54	15,84	25,05	11,68	21,08	16,73	22,19
	M	0,61	92,82	4,17	494,12	99,60	0,25	225,25	719,37
	σ	0,06	13,84	0,70	156,46	8,38	0,08	28,75	174,51
	m	0,01	2,53	0,13	28,57	1,53	0,01	5,25	31,86
16.09.1982 г. Вдали от берега на мелководных участках	CV	9,69	14,91	16,77	31,67	8,42	30,41	12,76	24,26
	M	0,56	65,22	2,00	142,92	75,20	—	165,90	320,15
	σ	0,12	13,66	0,50	52,61	20,40	—	61,65	88,14
	m	0,04	4,55	0,17	17,54	6,45	—	19,50	27,87
	CV	21,21	20,94	25,00	36,81	27,12	—	37,16	27,53
Прибрежная зона	M	0,48	64,50	1,50	103,03	77,00	—	157,12	287,14
	σ	0,09	20,17	0,84	83,21	20,44	—	54,88	101,15
	m	0,04	8,23	0,34	33,97	6,46	—	17,36	41,30
	CV	12,00	31,27	55,78	80,76	26,55	—	34,93	35,23
	M	0,58	65,90	2,80	217,28	78,35	—	166,34	363,63
17.09.1982 г. Замкнутый высоководный водоем	σ	0,09	10,39	0,63	72,14	14,49	—	34,26	87,80
	m	0,03	3,29	0,02	22,81	3,64	—	10,84	27,76
	CV	14,99	15,76	22,59	33,20	14,67	—	20,60	22,89

Таблица 26. Морфометрические показатели камыша озерного в различных экологических условиях Киевского водохранилища

Дата исследования, место произрастания	Статистическая характеристика	Диаметр стебля, см		Зеленая испаряющая поверхность, см ²	Высота надводной части, м
		верх	низ		
18.08.1982 г.	<i>M</i>	0,28	1,29	345,38	1,49
Вдали от берега на мелководных участках	<i>σ</i>	0,04	0,19	60,61	1,28
	<i>m</i>	0,01	0,04	11,07	0,23
	<i>CN</i>	14,16	14,71	17,55	0,9
15.09.1982 г.	<i>M</i>	0,25	1,28	365,90	1,50
Вдали от берега на мелководных участках	<i>σ</i>	0,03	0,17	60,11	1,26
	<i>m</i>	0,01	0,03	10,97	0,23
	<i>CN</i>	12,00	13,22	16,43	0,83
15.09.1982 г.	<i>M</i>	0,24	1,29	367,62	1,52
Прибрежная зона	<i>σ</i>	0,04	0,15	57,62	1,00
	<i>m</i>	0,01	0,05	18,22	0,31
	<i>CN</i>	15,56	11,81	15,67	0,66

Нижний эпидермис у горца земноводного, обитающего в наземных условиях после спада уровня воды в Кременчугском водохранилище, содержит единичные устьица (рис. 27). У водолавающих форм они отсутствуют.

Было определено количество устьиц в листьях высших водных растений, обитающих в воде и на суше (табл. 21), (рис. 28), а также в листьях тростника (табл. 22) разных ярусов. В 1 мм² листьев тростника и рогоза содержится значительно больше устьиц, чем у камыша, ежеголовника, горца, сусака, стрелолиста и телореза. У тростника выявлена также более четкая регуляция испарения влаги в жаркий период, чем у рогоза и камыша. Относительная транспирация у тростника обыкновенного — 0,2–0,3, у рогоза узколистного — 0,7 и у камыша озерного — 0,8–0,9 [126–128].

Испарение влаги растениями и зарослями зависит не только от анатомических структур листьев, но и их морфометрии. Результаты морфометрических исследований некоторых зарослей высших водных растений, сформированных доминирующими в растительном покрове мелководий Киевского водохранилища видами, представлены в табл. 23, 24, 25, 26.

Анализ полученных данных позволил выявить существенные различия биологических и морфометрических характеристик изучаемых высших водных растений в различных экологических условиях. Так, общая испаряющая поверхность у тростника обыкновенного гораздо больше, чем у рогоза узколистного и камыша озерного. К сентябрю у него сохраняется значительная активно функционирующая (зеленая) часть растения, в то время как у рогоза она резко уменьшается в ре-

зультате естественного отпада и усыхания листьев. Следствием этого может быть более длительное и активное влияние тростника на среду его обитания, что позволяет предпочесть его в качестве водоочистителя. Рогоз, а особенно камыш, можно использовать в условиях, требующих более умеренного испарения воды.

4.3. ТРАНСПИРАЦИЯ И ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ

Транспирация — это результат взаимодействия комплекса внутренних (функциональных) и внешних (экологических) факторов. Изучению влияния этих факторов на интенсивность испарения влаги растениями придавал большое значение К.А.Тимирязев. У разных видов высших водных растений, в частности у растений, имеющих воздушные или плавающие листья, воздействие тех и других факторов специфично и в целом определяет интенсивность этого процесса.

В наиболее жаркий летний период при дневной температуре до 30 °C и более на Кременчугском, а также при умеренной летне-осенней погоде на Киевском водохранилищах тростник обыкновенный значительно "экономнее" расходует влагу на транспирацию, чем рогоз и камыш [126, 128]. Интенсивность транспирации неукорененных плейстофитов (сальвинии и многокоренника) заметно ниже, чем у гелофитов (табл. 27). Вместе с тем интенсивность транспирации у земноводных растений зависит от возраста транспирирующих органов. Верхние, более молодые листья тростника (рис. 29) сильнее испаряют воду, чем нижние — более старые [318]. Транспирация верхних листьев тростника в долине Амударьи составляет 0,976 г/г сырой массы в 1 ч, средних — 0,653, а нижних — 0,399 г/г [252]. Автор считает возможным по величине транспирации листьев среднего яруса судить об интенсивности испарения влаги у всего растения. Интенсивность транспирации высших водных растений, рассчитанная на единицу массы листьев, связана с их удельной поверхностью. Чем меньше удельная поверхность листьев растений, тем с меньшей площади происходит испарение воды, тем соответственно меньше и величина транспирации растений данного вида [14]. Интенсивность этого процесса меняется в течение суток, что имеет прямую связь с суточными колебаниями температуры воздуха (табл. 28). Транспирация тростника зависит и от фазы вегетации. Максимальная транспирация у высших водных растений — в период наиболее активного роста [112]. В фазу колошения она снижается [252].

Сравнение (на протяжении вегетации) интенсивности транспирации у тростника, обитающего в различных экологических условиях

Таблица 27. Интенсивность транспирации высших водных растений в прибрежной зоне Кременчугского и Киевского водохранилищ

Растение	Транспирация, $г \cdot м^{-2}$ за 1 ч	
	Кременчугское водохранилище	Киевское водохранилище
Тростник обыкновенный	84,0–113,5	43,8–63,3
Рогоз узколистный	336,6–371,5	53,1–262,3
Камыш озерный	442,1–443,2	122,0–352,4
Сальвиния плавающая	—	0,20–0,21
Многокоренник обыкновенный	—	0,18–0,20

Примечание. Интенсивность транспирации определяли методом [73].

Таблица 28. Интенсивность транспирации тростника на протяжении суток [31]

Растение	Время определения, ч	Средняя температура воздуха, $^{\circ}C$	Транспирация, $г \cdot м^{-2}$ за 1 ч
Тростник обыкновенный	0–5	11	1,5–3,5
	5–8	15	30,7–41,3
	8–11	22	102,0–121,5
	11–15	27	149,3–149,8
	15–18	18	72,8–73,9
	18–21	13	28,3–29,1
	21–24	12	4,3–5,0

Киевского водохранилища, показало, что наибольшее количество воды это растение испаряет в середине лета как в прибрежной зоне, так и на мелководных участках вдали от берега. Растительная масса у него в этот период наиболее мощная.

Общая транспирация (устычная и кутикулярная) зависит от внешних факторов (относительной влажности и температуры воздуха) в такой же мере, в какой они влияют на процесс испарения влаги с открытой поверхности.

Максимальное потребление и испарение воды свойственны фитоценозам влаголюбивых растений, которые растут непосредственно в воде или на сильно увлажненной почве [119]. Интенсивность транспирации повышается с увеличением освещения, притока тепла, при большей сухости воздуха и сильном ветре. Ветер уносит переувлажненный слой воздуха, прилегающий к эпидермису, и приносит новый ненасыщенный влагой воздух к испаряющей поверхности. Благодаря этому градиент упругости водяного пара увеличивается и транспирация усиливается. Более высокую транспирацию в озерах Карелии, чем в дель-

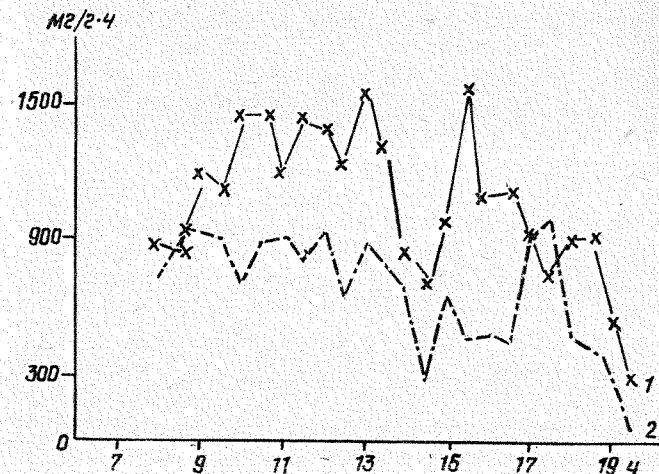


Рис. 29. Дневные изменения транспирации верхних (1) и нижних (2) листьев тростника обыкновенного [319]

Таблица 29. Интенсивность транспирации высших водных растений Киевского водохранилища в летне-осенний период, $г \cdot м^{-2}$ за 1 ч

Растение	Прибрежная зона вблизи леса	Мелководные участки вдали от берега
Тростник обыкновенный	43,8–63,3	39,1–72,35
Рогоз узколистный	53,1–262,3	108,7–293,5
Камыш озерный	122,0–352,4	115,3–401,6

те Амударьи, объясняют тем, что заросли в озерах изреженные, хорошо продуваемые ветром, а солнечные лучи проникают до средних ярусов листьев тростника [252]. Микроклимат же мощных зарослей тростника в дельте Амударьи не способствует интенсивной транспирации растений.

Транспирация тростника значительно повышается с увеличением освещения и температуры при низкой влажности воздуха и ветра [296]. На мелководных участках Киевского водохранилища, расположенных вдали от берега, где влияние на растения ветра и инсоляции больше, чем в прибрежной зоне, защищенной лесом, рогоз узколистный и камыш озерный сильнее испаряют воду по сравнению с тростником (табл. 29).

Величину транспирации тростника можно сопоставить со средними декадными температурами воздуха, величинами суммарной радиации и недостатком его насыщения влагой (рис. 30). Интенсивность транспирации тростника больше зависит от влажности воздуха, чем от температуры.

Максимальная дневная интенсивность транспирации тростника в

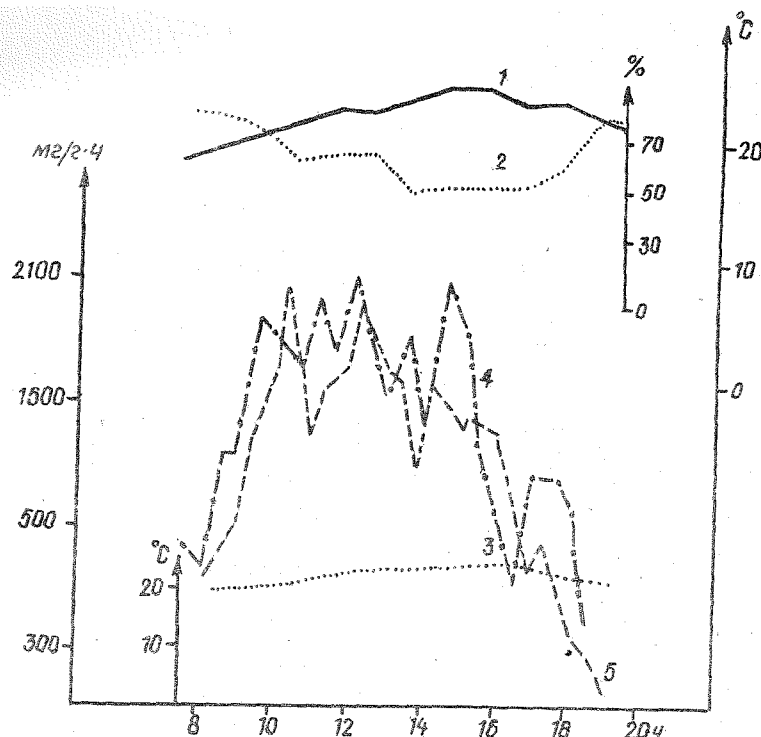


Рис. 30. Дневные изменения транспирации тростника обыкновенного в зависимости от метеорологических условий [319]: 1 — температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$, 2 — относительная влажность воздуха, %, 3 — температура воды, $^{\circ}\text{C}$, 4 — интенсивность транспирации листьев, $\text{мг/г}\cdot\text{ч}$, 5 — интенсивность транспирации стеблей, $\text{мг/г}\cdot\text{ч}$

дельте р. Селенги (основного притока оз. Байкал) составляет $931 \text{ мг/г}\cdot\text{ч}$. С наибольшей скоростью он расходует воду в околополуденные часы: на протяжении вегетации максимальная транспирация в июле — августе. Абсолютные максимумы средней за день величины транспирации манника колоскового — 721 , манника трехцветкового — 656 , камыша укореняющегося в дельте р. Селенги — $825 \text{ мг/г}\cdot\text{ч}$ [14]. В низовьях р. Селенги температура воздуха и почвы, влажность воздуха, интенсивность транспирации тростника ниже, чем в верховьях.

На интенсивность транспирации высших водных растений влияет также температура воды. Например, транспирация у тростника Мошковичского залива Ивановского водохранилища увеличивается с притоком теплых вод Конаковской ГРЭС. Однако при прочих равных условиях на транспирацию манника большого, камыша озерного и хвоща речного решающее влияние оказывает не температура подогретой воды, а температура воздуха [67]. На мелководьях Ивановского водохранилища и на прудах экспериментальной базы Института

биологии внутренних вод АН СССР (Борок) средние по плотности заросли камыша транспирируют с 1 м^2 за 1 ч 1019 г , хвоща — 768 г , манника — 1695 г воды. В период наиболее интенсивной транспирации потеря воды с 1 м^2 сообщества возрастает до 2903 г у камыша, 3468 г у хвоща и 5026 г — у манника [67].

Не менее важным фактором, оказывающим существенное влияние на величину транспирации тростника, считают глубину затопления зарослей [97]. На территории Голодной степи тростниковые заросли на глубине 1 м в апреле—октябре испаряют 1500 мм воды, а незатопленные растения при уровне грунтовых вод $0,0\text{--}0,5 \text{ м}$ за такой же период — лишь 900 мм . Это объясняют наличием у тростника двух видов корней [232]. При затоплении растений питание их осуществляется с помощью водных и почвенных корней. У незатопленных водой растений — только за счет почвенных, что обуславливает менее активную транспирацию.

Существуют данные о том, что величина транспирации тростника в значительной мере зависит от степени минерализации воды [14, 15, 157]. В опресненной или слабоминерализованной воде величина транспирации тростника достигает за вегетационный период $1000\text{--}1200 \text{ мм}$. В соленой воде эта величина уменьшается в 2 раза. Еще большее снижение транспирации наблюдается на засоленных почвах и в местах с глубоким залеганием грунтовых вод. В слабоминерализованной грунтовой воде ($10\text{--}15 \text{ г/л}$) интенсивность транспирации тростника составляет $0,90 \text{ г/100 г}$ сырой массы в 1 мин .

Помимо перечисленных экологических факторов абсолютная величина транспирации высших водных растений зависит от метода ее определения. При одновременном определении интенсивности транспирации высших водных растений с помощью быстрого взвешивания частей листьев методом Л.А.Иванова [73] и путем определения водопотери целых растений [31], вегетирующих в различных экологических условиях, нами получены несколько отличающиеся результаты. В июне, июле, августе в течение суток наиболее интенсивно испаряют воду целые растения камыша озерного ($0,032\text{--}0,053$ в прибрежной зоне и $0,048\text{--}0,075 \text{ г/г}\cdot\text{ч}$ вдали от берега). Целые же растения тростника обыкновенного испаряют меньше влаги ($0,021\text{--}0,051$ в прибрежной зоне, $0,027\text{--}0,046 \text{ г/г}\cdot\text{ч}$ вдали от берега), чем камыш озерный, но больше, чем рогоз узколистный ($0,010\text{--}0,026$ в прибрежной зоне, $0,019\text{--}0,023 \text{ г/г}\cdot\text{ч}$ вдали от берега).

Объяснить различие в конкретном случае можно, на наш взгляд, тем, что метод определения водопотери целых растений, по сути, является методом определения эвапотранспирации, в то время как метод быстрого взвешивания характеризует собственно транспирацию растений.

Подтверждением этому является сравнение величины транспирации тростника, определенной тремя разными методами (гравиметрическим, флувиометрическим и климатическим) [375]

На величину транспирации существенное влияние оказывает также площадь листьев растений, обитающих на 1 м² водной поверхности. Именно этот показатель может стать определяющим при расчете количества испаряемой воды с единицы водной поверхности, заросшей высшими водными растениями. Поэтому целесообразно одновременно с определением интенсивности транспирации учитывать количество растений на 1 м² водной поверхности и площадь функционирующих (зеленых) листьев, не учитывая засохшие и подсыхающие части надводных листьев, которые не принимают участия в транспирации. Определяя величину транспирации высших водных растений, следует также принимать во внимание экологические факторы и методы определения площади листовой поверхности.

Обычно площадь листьев определяют при исследовании основных функций листа — фотосинтеза и транспирации. На единицу площади листьев пересчитывают результаты, полученные при определении величины чистой продуктивности фотосинтеза (в сухом веществе), накопленного за сутки, а также — интенсивности транспирации, выраженной количеством потерянной за 1 ч воды. Площадь листьев учитывают и при исследовании радиационного режима экосистемы, поскольку от нее зависит воздействие солнечной радиации на растительность [249]. Определение площади листовой поверхности — один из наиболее важных показателей, отражающих продуктивность травостоя.

Большинство методов определения площади листовой поверхности испытано на культурных и древесных дикорастущих растениях. Предложено 3 способа измерения площади листьев тростника обыкновенного — фотоэлектрический, последовательно расположенных трапечей и по уравнению регрессии [360]. Фотоэлектрический метод применим лишь к большим по массе пробам. Для отдельно взятых листьев наиболее пригоден метод последовательно расположенных трапечей. При необходимости частого повторения измерений применяется уравнение регрессии $P = (aX + by + C) \cdot P^1$, где P — площадь листа; P^1 — произведение длины листа на его максимальную ширину; X — число листьев на растении; y — порядок измеренного листа, считая от основания стебля; a, b, c — коэффициенты, зависящие от типа растения и местообитания.

Анализ имеющихся в литературе методов определения листовой поверхности показал их значительную трудоемкость. Это побудило нас предложить метод определения листовой поверхности тростника, обеспечивающий и более высокую точность, и меньшую трудоемкость.

Для вычисления листовой поверхности тростника за основу была принята формула В.В.Аникиева и Ф.Кутузова [6], выведенная ими для определения площади линейных листьев злаков:

$$S = \frac{2}{3} \cdot a \cdot b (S_1),$$

где S — площадь листа; a — его ширина у основания, b — длина листа.

Этот способ удобен тем, что не требует срезания листьев и может быть неоднократно применен на одном и том же растении в течение вегетации. Измерялись ширина у основания листьев среднего яруса тростника, длина их до верхушечной части, подсчитывалось общее количество зеленых листьев на 30–50 растениях. Полученный по формуле результат удваивали, учитывая верхнюю и нижнюю испаряющие поверхности листовых пластинок тростника.

В методической разработке мы исходили прежде всего из анализа морфологического строения листьев тростника, которые у основания листовой пластинки образуют влагалище, охватывающее стебель в виде обертки. Принимали во внимание также и анатомические особенности листьев тростника. Наши исследования показали, что именно влагалищная часть листьев тростника содержит наибольшее число устьиц по сравнению с верхней и нижней сторонами листовой пластинки. В августе влагалищная часть листа тростника составляет 359 см² или 26 % площади листовых пластинок (1047 см²), а в сентябре — 269 см² или 39 %, испаряющая (зеленая) листовая поверхность — 954 см².

При определении площади листа и его влагалищной части нами использована формула усеченного конуса:

$$S = \frac{\pi L (D + d)}{2} (S_2),$$

где π — 3,14; L — длина образующей боковой поверхности усеченного конуса; D и d — большой и малый диаметры усеченного конуса, измеренные штангенциркулем.

Общую испаряющую листовую поверхность тростника ($S_{\text{общ}}$) определяли по сумме листовых пластинок (S_1) и зеленой влагалищной части листьев (S_2):

$$S_{\text{общ}} = 2 \left(\frac{2}{3} \cdot a \cdot b \right) + \frac{\pi L \cdot (D + d)}{2} \text{ см}^2 (S_3).$$

Преимуществом предлагаемого метода являются более полный учет испаряющей поверхности листьев тростника, а также возможность получения большого количества морфометрических данных непосредственно в природных условиях, которые могут быть статистически обработаны в менее напряженный осенне-зимний период.

Целесообразно использовать формулу усеченного конуса и для определения надводной площади испаряющей поверхности камыша. Испаряющую площадь листьев рогоза можно измерить путем пятикратного измерения ширины листа вдоль среднего листа и умножения средней величины этих показаний на длину листа, результат удвоить, а затем — умножить на количество листьев у рогоза. К полученному результату нужно прибавить величину площади испаряющей поверхности зеленого стебля, определенную также по формуле усеченного конуса.

Противоречивые выводы, полученные при изучении транспирации высших водных растений, можно объяснить использованием в большинстве случаев несовершенных, а потому мало пригодных методов

определения транспирации, не учитывающих специфику высших водных растений и среды их обитания [127].

Современные данные, характеризующие интенсивность транспирации высших водных растений в различных экологических условиях, позволяют выявить непродуктивные потери стока и в решении проблемы наиболее эффективного использования водных ресурсов [232].

4.4. ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ТРАНСПИРАЦИЯ И КОЛИЧЕСТВО ВОДЫ, ИСПАРЯЕМОЕ ЗАРОСЛЯМИ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Под относительной транспирацией понимают интенсивность транспирации с единицы листовой поверхности (T), отнесенной к испарению с равной по величине свободной водной поверхности (E). Отношение T/E является важным физиологическим признаком водообмена растений в природе.

Водные макрофиты, несмотря на обильное водоснабжение, значительно слабее испаряют воду не только по сравнению с водной поверхностью, но и по сравнению с луговыми мезофитами (клевером, цикорием, синеголовником). Это обусловлено тем, что в местах обитания высших водных растений относительная влажность воздуха выше, температура ниже и скорость ветра меньше, чем на лугу [7].

Приведенные величины относительной транспирации у белокрыльника болотного (0,08), водяной сосенки обыкновенной (0,25), частухи подорожниковой (0,20), стрелолиста стрелолистного (0,12) подтверждают мнение о более активном испарении с открытой водной, чем с листовой, поверхности [318].

Плавающие растения (ряска маленькая, водокрас обыкновенный, стрелолист стрелолистный) снижают испарение с водной поверхности, величина которого зависит от площади их покрытия [9]. Свободная водная поверхность дает максимальное испарение (табл. 30).

В расчете на единицу листовой поверхности интенсивность транспирации составляет лишь 50–60 % величины испарения с открытой водной поверхности. Если же определять размер водоотдачи не отдельных листьев, а всего травостоя, то окажется, что его транспирация в несколько раз превышает испарение с открытой водной поверхности [25].

Из-за большой испаряющей поверхности тростника его заросли активно влияют на осушение затопленных земель. Благодаря этому свойству становится понятной его роль в процессе образования суши в поймах и дельтах южных рек и озер. Хорошо транспирируют почвен-

ную влагу и камышовые заросли, поэтому их также относят к числу факторов, способствующих обсыханию, а не заболачиванию тех территорий, на которых они развиваются [188].

В дельте Амударьи, например, количество транспирируемой воды зарослями тростника в среднем в 2 раза превышает испарение с открытой водной поверхности [252]. В дельте р. Или испарение зарослями высших водных

растений превышает испарение с открытых плесов в 1,3–1,8 раза, а в отдельные месяцы — даже в 2,5 раза [41]. В районе Келифских озер и в долине р. Мургаб испарение тростниковых зарослей превышает испарение с открытой водной поверхности на 30–40 % [154]. Фитоценозы влаголюбивых растений испаряют гораздо больше воды, чем свободная водная поверхность [119].

По данным Валдайской научно-исследовательской лаборатории, растительность в водоеме резко изменяет потери воды на испарение. Если принять за 100 % испарение с открытой водной поверхности, то для зарослей водной поверхности оно составляет 150–250 %, а иногда достигает 300 % в зависимости от вида растений и, главным образом, от их густоты. При этом испарение непосредственно воды, затененной растениями рогаза, составляет всего лишь 15–30 % испарения с открытой водной поверхности [247].

В условиях Валдая более активно испаряют влагу заросли тростника, рогаза, камыша, хвоща, манника, чем открытая водная поверхность. Испарение воды плавающими растениями почти не отличается от испарения с открытой водной поверхности [112].

Р.Слейчер [218] считает, что разность между величиной суммарного испарения растения и испарением с такой же площади водной поверхности бывает особенно велика при сильной адвекции (горизонтальном перемещении воздуха и перенесении вместе с ним тепла и влаги).

Были установлены переходные коэффициенты, которыми можно пользоваться для перевода величин испарения, полученных на водно-испарительной площадке, на конкретные водоемы [112]. Средняя величина переходного коэффициента, выражающего отношение величины испарения с зарослей к испарению воды с открытой части водоема, равна 1,6. Найденный коэффициент может быть использован в условиях, аналогичных условиям Валдая для зарастающих водоемов малых размеров и для прибрежной зоны больших водоемов в мае–октябре.

Таблица 30. Влияние плавающих растений на испарение с водной поверхности [9]

Растение	Площадь аквариума, занятого растением, %	Испарение, %
Ряска маленькая	100	40
Водокрас обыкновенный	99	46
Горец земноводный	63	55
Стрелолист стрелолистный	65	60
Контроль	0	100

Для водоемов, расположенных в южных регионах СССР, величина переходного коэффициента выше. Для условий Заволжья (оз. Рыбный Сакрыл в Западно-Казахстанской области) этот коэффициент равен 1,9. В.И.Кузнецов рекомендует при оценке испарения заросших водоемов учитывать площадь зарослей и вид растений. При отсутствии сведений о видовом составе зарослей на водоемах, по-видимому, можно пользоваться средним значением переходного коэффициента.

Исследование относительной транспирации и количества воды, испаряемой зарослями высших водных растений, вызвано прогрессирующим водопотреблением — истощением ресурсов пресной воды и ее загрязнением. Все это влечет за собой необходимость разработки водоохранных мероприятий с целью более рационального использования водных ресурсов. Поэтому очевидна необходимость учета безвозвратных водопотерь. В непродуктивном испарении большое значение имеет транспирация высшей водной растительности в поймах и дельтах крупных рек. Общая площадь зарослей тростника в них составляет около 4 млн га [98]. Если принять суммарное испарение с их поверхности равным 220 мм, то потери воды составят 88 км^3 [64]. По ориентировочным подсчетам на испарение с зарослей дикой влаголюбивой растительности в поймах и дельтах рек засушливых районов СССР расходуется около 180 км^3 пресной воды, т.е. почти в 3 раза больше, чем забирается на орошение [98].

Литературные данные последних лет и исследования А.П.Казанкина [80] дают основание рассматривать в качестве комплексного экологического показателя фитоценозов суммарное испарение, а также его связь с продуктивностью естественных фитоценозов. Суммарное испарение отображает также величину атмосферных осадков и доступность грунтовых вод для растений, тепловой режим и другие тепловые особенности территории. В.Лархер [119] отмечает, что количество воды расходуется фитоценозом независимо от его видового состава пропорционально зеленой массе.

Общая эвапотранспирация, несмотря на влияние многих биологических и физических факторов, коррелирует с уровнем продуктивности. В зрелых наземных сообществах всех типов эвапотранспирация служит показателем годовой чистой первичной продукции надземных частей [376]. Это, однако, не относится к нестабильной или развивающейся растительности. Автор приводит уравнение регрессии (включая 5 %-ный доверительный интервал для наклона и координаты точки пересечения): $\lg^{\circ} P_n = (1,66 \pm 0,27) \lg AE - (1,66 + 0,07)$, где $^{\circ}P_n$ — чистая первичная продукция надземной части (в граммах на 1 м^2); AE — фактическая годовая эвапотранспирация, мм). Зная географическую широту местности, средние месячные температуры и количество осадков (основные метеорологические данные), можно по метеорологическим таблицам определить AE, а затем по указанному уравнению предсказать возможный уровень продукции сбалансиро-

ванного зрелого сообщества. Подобная зависимость между AE и $^{\circ}P_n$ объясняется тем, что величина AE служит одновременно мерой доступности воды и солнечной энергии — главных факторов, лимитирующих интенсивность фотосинтеза. Отсутствие отмеченной корреляции между AE и $^{\circ}P_n$ в развивающихся сообществах легко объяснить тем, что в них энергетический и водный обмены со средой не достигли еще равновесия.

Существует обоснование математической модели, связывающей водный режим растений с его фотосинтезом и продуктивностью [19]. В ней особая роль отводится устойчивой регуляции. Модель позволяет детально исследовать особенности продукционного процесса и водно-теплового режима растения. Считается возможным использование кибернетического подхода при изучении водного режима растений.

Говоря о влиянии транспирации высших водных растений на водный баланс водоемов, осушение затопленных земель, формирование продуктивности естественных фитоценозов, следует особо отметить, что активное поглощение и испарение влаги высшими водными растениями позволяют им при этом проводить эффективную очистительную работу в водоемах в качестве биофильтров [140, 330].

ГЛАВА 5. МИНЕРАЛЬНОЕ И ОРГАНИЧЕСКОЕ ПИТАНИЕ

Минеральные вещества являются необходимой составной частью живой материи. Среднее их содержание в растительном веществе составляет 5–20 %. Одной из наиболее характерных черт минерального питания высших растений является автотрофность, т.е. способность создавать органическое вещество из неорганических соединений. Согласно теории А.И.Опарина о происхождении жизни на Земле, гетеротрофное питание является первичным, а автотрофное, возникшее на наивысшей стадии филогенеза растений, — вторичным [172]. До недавнего времени большинство высших и низших хлорофиллоносных растений считали облигатными автотрофами. В работах по исследованию морских и пресноводных водорослей [113, 243, 253], высших наземных растений [203] и высших водных растений [222, 223, 300, 312] показана возможность усвоения ими готовых органических веществ, а также физиологическое единство гетеро- и автотрофного типов питания растений. Д.И.Сапожников обратил внимание на условность деления живых организмов на гетеротрофные и автотрофные и предложил отказаться от абсолютизации понятия автотрофности, введя понятие "степень автотрофности" [212].

Современные зеленые растения успешно сочетают фотосинтез с гетеротрофной ассимиляцией. Экзогенные органические вещества, усваиваемые типичными фотосинтетиками, служат им дополнительным источником углеродного и минерального питания. Особую важность гетеротрофная ассимиляция приобретает у водных растений, обитающих на значительных глубинах, т.е. в условиях низкой освещенности. Установлено, что чем меньше энергии получают водоросли, тем сильнее проявляется их способность к гетеротрофному усвоению органических веществ [248]. У морских макрофитов доля усвоенных органических веществ в их общей продукции у поверхности воды незначительна. С глубиной она возрастает до 4–8 %. Кроме того, эта величина у разных видов различна: на глубине 8–10 м у светлюбивой ульварии — 1,6 %, у тенелюбивых элахиста и полсифонии — 20 и 10 % [254].

5.1. ФОРМИРОВАНИЕ ПОГЛОЩАЮЩЕГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ

Источником минеральных и органических веществ, необходимых для нормального роста и развития высших водных растений, являются донные отложения и вода. У гелофитов, так же как и у мезофитов, поглощение питательных веществ из внешней среды осуществляется с помощью корневой системы, которая составляет значительную долю их биомассы (табл. 31). Соотношение массы корни — побеги является относительно постоянным показателем вида растений [309], хотя изменение его зависит от их возраста и целого ряда экологических факторов.

Большинство гелофитов — травянистые многолетники, а это значит, что их надземные органы ежегодно по истечении вегетационного сезона отмирают. Жизнедеятельность подземных органов более продолжительна: у тростника и камыша свыше 3 лет, рогоза широколистного и ежеголовника прямого — 18–22 мес, манника большого — 18–24 мес [411].

Таблица 31. Соотношение надземных и подземных органов у гелофитов (% общей биомассы)

Растение	Органы	
	надземные	подземные
Тростник обыкновенный	15,8	84,2
Рогоз узколистный	23,1	76,9
Камыш озерный	57,1	42,9
Стрелолист стрелолистный	62,8	37,2
Манник водяной	69,4	30,6
Ежеголовник ветвистый	53,0	46,0
Сусак зонтичный	58,8	41,2

Корневая система у многих из этих растений (водные злаки, рогоз, камыш, сусак) состоит из толстых корневищ, выполняющих роль запасного органа, и тонких придаточных корней, основной функцией которых является поглощение из внешней среды растворимых питательных веществ и воды (см. гл. 1). От физиологического состояния корневой системы, обеспечивающей растение элементами минерального питания, и соотношения отдельных структурных элементов, определяющих ее функциональную активность, всецело зависят образование надземной биомассы растений и их продуктивность [146, 225, 309, 313].

Исследования, проведенные нами на Киевском водохранилище, позволили выявить динамику образования отдельных компонентов корневой системы гелофитов в течение вегетационного сезона, установить их соотношение и сопоставить с образованием надземных фотоассимилирующих органов (табл. 32). По мере нарастания этих органов доля

83 Таблица 32. Сезонная динамика образования биомассы высших водных растений и соотношение их отдельных структурных элементов (на 1 м² зарослей)

Месяц	Густота, шт.	Высота растений, см	Общая биомасса, г	Надземная биомасса, г	Подземная биомасса		Подземная/надземная биомасса	Корневая система, % общей подземной биомассы				
					г	% общей		Корневище	Придаточные корни			
									корневищные почвенные	корневищные водные	стеблевые	
Тростник обыкновенный												
IV	0	0	3245	0	3245	100	3245	89,6	7,0	3,4	0	
V	26	67	3401	137	3264	95,6	23,8	89,8	6,7	3,5	0,013	
VI	31	190,8	3597	299	3298	94,4	11,0	90,2	6,2	3,4	0,024	
VII	32	220,0	4191	602	3589	85,6	5,96	89,3	6,5	3,7	0,026	
VIII	35	247,0	4421	698	3723	84,2	5,33	87,5	6,8	5,1	0,043	
IX	40	274,0	4504	709	3795	84,3	5,35	87,4	7,7	4,6	0,204	
X	42	272,0	4531	689	3842	84,7	5,57	87,6	8,5	3,7	0,080	
Рогоз узколистный												
IV	0	0	3571	0	3571	100	3571	80,7	14,3	5,0	-	
V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
VI	44	159,5	3404	274	3130	91,9	11,42	77,2	16,3	6,5	-	
VII	52	205,0	4045	278	3067	75,8	11,03	73,9	19,5	6,6	-	
VIII	54	213,7	5118	1181	3937	76,9	3,33	75,2	19,4	5,4	-	
IX	66	221,8	5217	1158	4059	77,8	3,50	73,2	23,1	3,7	-	
X	69	220,9	5227	1135	4092	78,2	3,60	74,1	23,2	2,7	-	

83 Таблица 33. Развитие корневой системы у рогоза узколистного и манника болотного, выросших на разных глубинах (на 1 м² зарослей)

Глубина, см	Общая биомасса, г	Надземная биомасса, г	Подземная биомасса		Подземная / надземная биомасса	Корневая система, % общей подземной биомассы			
			масса			Корневище	Придаточные корни		
			г	%, общей			корневищные почвенные	корневищные водные	стеблевые
Рогоз узколистный									
35	3153	1081	2073	66	1,8	73,7	16,6	9,5	—
50	4508	1650	2861	64	1,7	71,7	19,2	8,9	—
70	1994	859	1135	57	1,3	64,7	27,2	8,0	—
135	1246	789	457	37	0,5	57,6	33,4	5,0	—
150	948	680	268	28	0,3	55,2	40,2	4,4	—
Мамник болотный									
20	869	439	430	49	0,9	45,8	50,2	—	4,0
30	2295	1355	941	41	0,6	45,6	49,6	—	4,3
40	1648	1105	543	33	0,4	49,7	45,7	—	4,6
50	986	776	210	21	0,2	40,4	47,1	—	12,5
65	919	749	170	19	0,2	28,9	51,7	—	19,4
75	630	526	104	16	0,2	23,4	38,5	—	38,0

Таблица 34. Развитие корневой системы у высших водных растений, выросших на разных субстратах (на 1 м² зарослей)

Субстрат	Общая биомасса, г	Надземная биомасса, г	Подземная биомасса		Подземная/надземная биомасса	Корневая система, % общей подземной биомассы		
			г	%, общей		Корневище	Придаточные корни	
							корневищные почвенные	корневищные водные
Тростник обыкновенный								
Песок	1925	1102	866	44,9	0,78	53,7	26,1	27,6
Заиленный песок	1969	578	1347	68,4	2,33	69,8	19,3	12,8
Сильно заиленный песок	3238	460	2778	85,8	6,03	83,6	9,9	6,5
Рогоз узколистный								
Песок	1997	703	1294	64,8	1,84	70,6	17,1	12,8
Заиленный песок	2767	1234	1533	55,4	1,24	83,1	12,4	5,3
Сильно заиленный песок	2377	1237	1139	47,9	0,92	87,6	10,3	—
Камыш озерный								
Песок	1445	747	698	49,3	0,93	75,6	18,3	6,01
Заиленный песок	1640	937	703	42,86	0,75	80,8	17,2	1,99
Сильно заиленный песок	4233	532	3701	87,4	6,95	86,0	8,5	—

корневой системы в общей биомассе снижается и достигает к пику вегетации относительно стабильной величины, характерной для каждого вида растений. В соотношении отдельных структурных элементов корневой системы увеличивается доля ее поглощающей части. У рогоза поглощающая часть корневой системы в расчете на 1 м² зарослей более развита, чем у тростника.

Формирование корневой системы гелофитов тесно связано с глубиной произрастания растений в водоеме (табл. 33). С увеличением глубины запасающая часть корневой системы (корневище) уменьшается и соответственно возрастает доля его поглощающей части. Это, вероятно, обусловлено различиями трофических условий в придонном слое на разных глубинах. Степень развития и деятельность корневой системы

Таблица 35. Биомасса (г/сухой массы) надземных и подземных органов рдеста произнолистного [10]

Биомасса	Июнь		Июль		Август		Сентябрь
	15	3	17	1	15	4	
Надземная	1,1	6,2	17,0	25,1	17,8	18,6	
Подземная	0,7	2,9	6,3	10,0	8,1	16,9	
Соотношение	15:1	2:1	3:1	2,5:1	2:1	1:1	

растений определяют формирование надземных органов и их биомассу. Масса надземных органов рогоза и манника при разном их затоплении изменяется аналогично массе подземных, т.е. с увеличением глубины биомасса тех и других закономерно снижается. Максимальная биомасса у рогоза образуется на глубине 50, а у манника — 30 см. С глубиной в соотношении надземных и подземных органов уменьшается доля корневой системы. У рогоза, произрастающего на глубине 35 см, биомасса надземной части вдвое меньше, а на глубине 1,5 м — вдвое больше биомассы подземных органов. Это обстоятельство особенно важно при определении продуктивности ассоциаций земноводных растений, произрастающих на разных глубинах.

Большое значение для формирования корневой системы растений имеет субстрат, на котором они вегетируют (табл. 34). У растений, выросших на сильно заиленном песке, интенсивнее развиваются водные корни. Общая биомасса корневой системы растений, выросших на чистом песке, значительно выше биомассы надземной их части. По мере заиления песка доля корневой системы в общей биомассе растений снижается и в заиленном песке составляет около 50 %.

Придонный слой воды в зависимости от сапробности водоема и характера грунтов всегда содержит определенное количество растворимых легко подвижных органических веществ, которые могут стимулировать или угнетать ризогенез водных растений. Установлено положительное влияние ряда аминокислот и углеводов на развитие корневой системы [219, 224]. В последнее время в связи с химизацией сельского хозяйства в континентальные водоемы попадают и различные высокомолекулярные органические соединения — продукты органического синтеза, которые входят в число абиотических экологических факторов, активно воздействующих на жизнь водоема. Установлено, что хлорорганические пестициды, относящиеся к наиболее стойким и опасным загрязнителям природных вод, вызывают значительные изменения в росте придаточных корней у тростника обыкновенного. Высокие их концентрации стимулируют ризогенез, одновременно угнетая образование надземной биомассы. Низкие концентрации (50 мг/л ДДТ и 25—50 мг/л ГХЦГ) оказывают обратное действие [150].

У укореняющихся гидатофитов корневая система, выполняющая функцию поглощения необходимых для их жизнедеятельности веществ,

Таблица 36. Размеры и биомасса надземных побегов и корневищ рдеста пронзеннолистного в зависимости от грунта [10]

Грунт	Побеги				Корневище				Корни	
	Количество стеблей, шт.	Длина, см	Количество междоузлий, шт.	Сухая масса, г	Количество междоузлий, шт.	Длина, см	Диаметр, мм	Сухая масса, г	Длина, см	Сухая масса, г
Перегной	70	31	20	23,6	209	847	3,1	8,7	6	0,6
Торф	39	28	20	11,8	126	530	2,8	6,6	9	1,7
Песок	10	21	19	3	40	128	1,9	1,2	13	0,3

Таблица 37. Соотношение надземных и подземных органов у рдеста пронзеннолистного на разных глубинах (на 1 м² зарослей) [10]

Глубина, см	Высота расте- ний, см	Общая биомас- са, г	Надземная биомас- са, г	Подземная биомасса		Подземная/ надземная биомасса	Корневище		Придаточные корни	
				г	% общей		г	% подзем- ной био- массы	г	% подзем- ной био- массы
40	28	33	24	9	27,3	0,37	6,6	73,3	2,6	28,8
50	44	54	43	10	18,5	0,23	8,3	83,0	1,6	16,0
90	101	136	126	12	8,8	0,09	10,4	86,6	1,7	14,1
120	132	271	254	16	5,9	0,06	14,3	89,3	1,6	10,0
150	170	344	326	18	5,2	0,05	16,7	92,7	0,8	4,4

имеет меньшее значение. В условиях экспериментального пруда установлено, что доля корневой системы в общей биомассе рдеста пронзеннолистного значительно меньше, чем облиственных побегов [10]. В течение сезона соотношение биомассы подземных и надземных органов изменяется: начиная с июня до конца июля увеличивается доля корней, а затем постепенно снижается до прекращения роста и отмирания побегов надземной части растений в конце вегетации (табл. 35).

Общая фитомасса надземных и подземных органов рдеста пронзеннолистного колеблется в широких пределах в зависимости от типа грунта (табл. 36). Наибольшая биомасса образуется на богатых питательными веществами донных отложениях, наименьшая — на песке. Однако на бедных песчаных грунтах корневая система более мощная (она длиннее и гуще). У рдеста пронзеннолистного соотношение надземной и подземной биомасс в конце вегетационного периода составляет: на богатых питательными веществами грунтах 2,5—1,5 : 1, на песке 2 : 1. Таким образом, фитомасса подземной части рдеста составляет 30—50 % общей [10]. По нашим данным, это соотношение значительно уменьшается с увеличением глубины заросших участков и при толщине водного слоя выше 100 см составляет всего 5 % (табл. 37). С глубиной уменьшается и доля придаточных корней при одновременном увеличении доли корневищ. Можно предположить, что на больших глубинах у укорененных гидатофитов корневая система в значительной мере выполняет функцию закрепления в субстрате, а функцию поглощения необходимых химических элементов и веществ, в основном, выполняет облиственный побег.

Показателями степени развития корневой системы, определяющими потенциальную возможность поглощения веществ корнями из среды, являются их удельная, общая и деятельная адсорбирующие поверхности, которые значительно изменяются под воздействием различных экологических факторов. Исследования этих характеристик у гелофитов практически не проводились вследствие значительных трудностей методического характера. Нам удалось, используя метод [93], определить величину адсорбирующей поверхности не только корневых систем высших водных растений, но и облиственных побегов погруженных гидрофитов, а используя вещества, меченые по ¹⁴C (различные аминокислоты), исследовать и их функциональную активность.

Упомянутые характеристики прежде всего изучены нами у придаточных корней водных злаков и некоторых длиннокорневищных растений. Это позволило уяснить, какая из сред (почвенная или водная) является преимущественным источником питательных веществ для гелофитов в конкретных условиях.

У укорененных гидатофитов изучены не только корневая система, но и облиственный побег в различных его ярусах, а у свободноплавающих плейстофитов (ряски) — листец и ризоиды, которые до недавнего времени считались лишь органом равновесия.

Таблица 38. Адсорбирующая поверхность придаточных корней тростника обыкновенного

Придаточные корни	Удельная поверхность, $\text{м}^2/\text{см}^3$	Адсорбирующая поверхность		
		общая, м^2	рабочая	
			м^2	% общей
Стеблевые	1,10	2,09	0,95	45,4
Корневищные водные	0,88	2,53	1,11	43,8
Корневищные почвенные	0,18	1,72	0,68	39,5

Наибольшая степень ветвления придаточных корней тростника обыкновенного (по величине их удельной поверхности) у водных корней стеблевых и корневищных, наименьшая — у корневищных почвенных (табл. 38). Более высокие показатели удельной поверхности соответствуют большим величинам общей и деятельной адсорбирующей поверхностей. Процентное соотношение деятельной и недейтельной поверхностей у этих корней почти одинаково.

Исследование сезонной динамики формирования поглощающей поверхности корневой системы у тростника и рогоза показало, что в начале вегетации у этих растений энергично развивается адсорбирующая поверхность корневищных (почвенных и водных) придаточных корней и максимальная ее площадь у тростника — в июне, у рогоза — в июле (табл. 39). К этому времени несколько повышается и доля активной части корней. В целом у тростника деятельная поверхность придаточных корней в пик их развития составляет свыше 50, а у рогоза — свыше 30 % их общей адсорбирующей поверхности. К концу вегетации поглощающая поверхность растений закономерно снижается. Стеблевые корни у тростника достигают своего максимального развития лишь к августу, после чего они постепенно снижают свою функцию и отмирают.

Деятельная поверхность корневой системы земноводных растений зависит от глубины затопления зарослей (табл. 40). Оптимальными глубинами, при которых у растений развивается наибольшая деятельная поверхность, являются: 20–30 см у майника, 50 см — у рогоза и тростника. Причем при указанной глубине у растений на трех нижних узлах образуется самое большое количество стеблевых корней, которые, вырабатывая специфические вещества, стимулируют его рост. Высота тростника, диаметр его стеблей и общая биомасса значительно выше у растений со стеблевыми корнями, чем у тех, где они отсутствуют [131]. Кроме того, растения с хорошо развитыми стеблевыми корнями содержат больше целлюлозы, что важно при получении и использовании тростникового сырья для целлюлозно-бумажной промышленности.

При определении общей адсорбирующей поверхности и ее деятельной части у рдеста пронзеннолистного, отобранного в водоеме на глу-

Таблица 39. Сезонная динамика адсорбирующей поверхности придаточных корней тростника обыкновенного и рогоза узколистного (на 1 м^2 зарослей)

Месяц	Корневищные почвенные				Корневищные водные				Стеблевые			
	Удельная поверх- ность, $\text{м}^2/\text{см}^3$	Общая поверх- ность, м^2	Рабочая поверх- ность		Удельная поверх- ность, $\text{м}^2/\text{см}^3$	Общая поверх- ность, м^2	Рабочая поверх- ность		Удельная поверх- ность, м^2	Рабочая поверх- ность		
			м^2	% общей			м^2	% об- щей		м^2	% общей	
IV	0,92	1065	458	43,0	0,80	515	218	42,3	—	—	—	
V	1,08	1276	628	49,2	1,39	577	262	45,4	0,32	2,2	1,2	
VI	1,60	1473	848	57,6	2,11	598	293	49,0	0,80	4,0	2,0	
VII	1,30	935	286	30,6	1,52	400	158	39,5	1,52	18,4	3,6	
VIII	1,38	846	179	21,1	1,00	386	106	27,5	2,13	48,1	8,6	
IX	0,73	912	178	19,5	1,03	270	53	19,6	1,22	31,2	3,6	
X	0,71	824	142	17,2	0,92	210	42	20,0	0,94	8,4	1,3	
Тростник обыкновенный												
IV	1,51	1265	260	20,5	2,13	802	220	27,4	—	—	—	
V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
VI	2,0	2245	665	29,6	2,36	1107	319	28,8	—	—	—	
VII	1,19	2352	883	37,5	1,58	841	302	35,9	—	—	—	
VIII	0,58	1372	410	29,9	0,74	242	216	89,2	—	—	—	
IX	0,41	1210	0	0	0,54	209	194	92,8	—	—	—	
X	0,32	1073	0	0	0,48	173	99	57,2	—	—	—	
Рогоз узколистный												
IV	1,51	1265	260	20,5	2,13	802	220	27,4	—	—	—	
V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
VI	2,0	2245	665	29,6	2,36	1107	319	28,8	—	—	—	
VII	1,19	2352	883	37,5	1,58	841	302	35,9	—	—	—	
VIII	0,58	1372	410	29,9	0,74	242	216	89,2	—	—	—	
IX	0,41	1210	0	0	0,54	209	194	92,8	—	—	—	
X	0,32	1073	0	0	0,48	173	99	57,2	—	—	—	

Таблица 40. Адсорбирующая поверхность придаточных корней рогоза узколиственного и манника водяного на разных глубинах (на 1 м² зарослей)

Глубина, см	Корневищные почвенные				Корневищные водные				Стеблевые			
	Удельная поверхность, $\frac{m^2}{cm^3}$	Общая поверхность, m^2	Рабочая поверхность		Удельная поверхность, $\frac{m^2}{cm^3}$	Общая поверхность, m^2	Рабочая поверхность		Удельная поверхность, $\frac{m^2}{cm^3}$	Общая поверхность, m^2	Рабочая поверхность	
			m^2	% общей			m^2	% общей			m^2	% общей
Рогоз узколиственный												
35	0,26	439	200	45,5	0,45	391	171	43,7	—	—	—	—
50	0,25	960	408	42,5	0,38	418	185	44,2	—	—	—	—
70	0,24	557	226	40,6	0,47	177	71	40,1	—	—	—	—
135	0,19	231	59	25,5	0,40	33	11	33,3	—	—	—	—
150	0,19	212	51	24,0	0,39	11	3	27,2	—	—	—	—
Манник водяной												
20	1,27	2914	1444	49,5	—	—	—	—	1,90	377	124	32,9
30	0,98	4242	1212	28,6	—	—	—	—	1,21	568	161	28,3
40	0,84	1761	595	33,8	—	—	—	—	0,90	371	109	29,4
50	0,62	817	220	26,9	—	—	—	—	0,68	263	106	40,3
65	0,51	659	31	4,7	—	—	—	—	0,59	251	82	32,6
75	0,39	113	0	0	—	—	—	—	0,51	215	68	31,6

Таблица 41. Адсорбирующая поверхность рдеста пронзеннолистного и многокоренника обыкновенного

Орган растения	Расчет на 1 г сухой массы				Расчет на 1 м ² заросли	
	Удельная поверх- ность, м ² /см ³	Общая по- верхность, м ²	Деятельная по- верхность		Общая по- поверх- ность, м ²	Деятельная поверх- ность, м ²
			м ²	% общей		
Рдест пронзеннолистный						
Облиствен- ный побег	0,18	1,19	0,39	32,9	462,7	152,3
Корни	0,39	0,14	0,05	44,6	7,8	3,0
Многокоренник обыкновенный						
Листец	1,01	0,67	0,22	33,5	215,3	73,5
Ризоиды	1,25	0,95	0,39	41,6	304,1	127,0

бине 1–2 м, установлено, что поверхность облиственного побега в расчете на 1 г сухой растительной массы в 8 раз больше, чем подземных органов, а в расчете на 1 м² зарослей эта разница возрастает в 50 раз (табл. 41).

У свободноплавающего многокоренника удельная поверхность листца и ризоидов меньше различаются, чем у корней и облиственного побега рдеста пронзеннолистного, а величины общей адсорбирующей и деятельной поверхностей у ризоидов многокоренника всего на 40 и 70 % соответственно выше, чем у листца.

Для установления более глубоких различий в функционировании отдельных органов высших водных растений и их роли в поглощении питательных веществ из окружающей среды проведена серия опытов с использованием меченых по ¹⁴C аминокислот. Особенности поглощения аминокислот водными растениями во многом сходны с особенностями поглощения ими неорганических ионов биогенных элементов [285, 287], в связи с чем мы использовали аминокислоты как модельные соединения при решении общих закономерностей поглощения питательных веществ растениями и их отдельными органами.

Придаточные корни тростника — корневищные почвенные, корневищные водные и стеблевые различаются не только величиной деятельной поверхности, но и функциональной активностью. Самая высокая интенсивность поглощения веществ из внешнего раствора у стеблевых придаточных корней. Несколько ниже интенсивность этого процесса у корневищных водных корней, и самая низкая — у придаточных корней корневищных почвенных (рис. 31). Из сказанного следует, что гелофиты, имеющие водные корни, активнее поглощают питательные вещества из водной среды, чем из донных отложений.

Полностью погруженные растения — гидатофиты — поглощают питательные вещества из внешней среды всей своей поверхностью. Для вы-

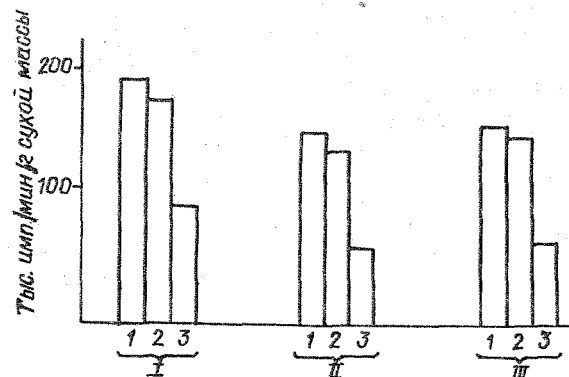


Рис. 31. Поглощение ^{14}C -аминокислот (тыс. имп. мин/г сухой массы) придаточными корнями тростника обыкновенного (экспозиция 24 ч): I — аланин, II — глютаминовая кислота, III — триптофан: 1 — стеблевые, 2 — корневищные водные, 3 — корневищные почвенные

Таблица 42. Поглощение экзогенных ^{14}C -аминокислот рдестом пронзеннолистным, тыс. имп./мин/г

Вариант опыта	Экспозиция, ч					
	0,5	1	5	10	24	48
Аланин						
Целые растения	173	206,4	859,2	1572,6	1454,4	1094,0
Растения без корней с открытым срезом	187,9	242,7	1189,0	2316,6	3045,9	2937,6
Растения без корней с заклеенным срезом	184,8	238,4	1179,8	2306,4	3047,4	2944,5
Глютаминовая кислота						
Целые растения	118,9	192,6	484,2	713,9	977,7	1382,4
Растения без корней с открытым срезом	172,7	245,3	501,6	920,1	1709,2	2390,4
Растения без корней с заклеенным срезом	164,9	241,7	503,0	917,2	1724,1	2406,2
Триптофан						
Целые растения	83,4	152,1	494,9	852,6	1051,2	1555,2
Растения без корней с открытым срезом	170,4	241,4	745,4	1158,0	1285,4	1612,8
Растения без корней с заклеенным срезом	162,3	240,2	743,5	1161,0	1294,2	1632,5

яснения участия в этом процессе корневой системы и облиственной части побега у рдеста пронзеннолистного в эксперименте использовали целые растения, растения со срезанной корневой системой и открытым срезом и растения, у которых была удалена корневая система, а место

Таблица 43. Поглощение экзогенных ^{14}C -аминокислот листьями и корнями рдеста пронзеннолистного при разной концентрации минеральной питательной смеси

Время экспозиции, мин	0,01 смеси Кнопа		0,1 смеси Кнопа	
	Листья	Корни	Листья	Корни
Аланин				
30	147,2	145,4	152,8	67,2
60	401,7	391,2	379,4	205,6
Триптофан				
30	84,2	88,5	91,3	56,1
60	175,2	181,2	162,0	95,4

Таблица 44. Содержание радиоактивного углерода в различных органах рдеста пронзеннолистного (тыс.имп./мин/г)

Орган растения	Экспозиция, мин				
	5	15	30	60	5 ч
Аланин					
Листья верхнего яруса	32,9	70,1	112,5	217,3	951,0
Листья среднего яруса	61,4	100,0	144,1	302,1	1582,8
Листья нижнего яруса	49,2	82,6	138,3	276,0	1565,6
Стебли	7,4	20,8	23,1	46,4	193,0
Корни	18,5	32,1	63,6	142,2	603,0
Глютаминовая кислота					
Листья верхнего яруса	29,6	57,6	109,7	216,6	105,6
Листья среднего яруса	50,6	92,9	133,9	240,1	986,8
Листья нижнего яруса	38,9	64,2	127,4	219,9	932,8
Стебли	6,9	19,2	20,1	45,6	153,0
Корни	16,8	27,4	52,5	105,6	546,0
Триптофан					
Листья верхнего яруса	14,5	16,7	32,0	59,2	199,4
Листья среднего яруса	19,5	39,7	54,6	100,8	513,4
Листья нижнего яруса	24,9	42,6	66,0	130,2	657,5
Стебли	6,0	10,8	16,8	27,5	149,8
Корни	12,1	18,4	35,3	70,8	276,0

среза заклеено для того, чтобы исключить прямое попадание растворенных веществ в открытую проводящую систему стебля (табл. 42). Оказалось, что растения без корневой системы (и с открытым, и с заклеенным срезом) поглощали экзогенные аминокислоты почти одинаково, но гораздо интенсивнее, чем целые растения. Наблюдалось ярко выраженное ограничение поглощения корнями химических веществ [365]. Было установлено, что роль корней в питании погруженных укореняющихся растений уменьшается, если растения окружены

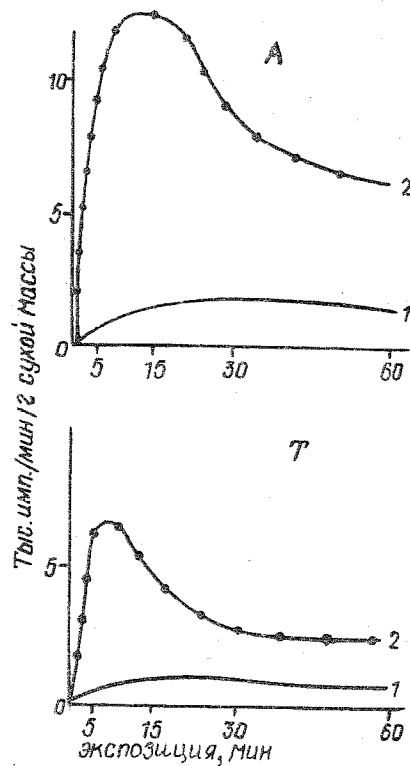


Рис. 32. Скорость поглощения ^{14}C -аминокислот листом (1) и ризоидами (2) многокоренника; А — аланин, Г — глютаминовая кислота, Т — триптофан

водой с достаточным количеством растворенных питательных веществ и могут обеспечить себя непосредственным поглощением этих соединений поверхностью своих побегов [373]. Отмечено также, что при добавлении в воду нитратных солей у некоторых подопытных растений корни развиваются слабо или вовсе не об-

разуются. В наших опытах, добавляя ^{14}C -аланин и ^{14}C -триптофан к раствору 0,01 и 0,1 полной дозы минеральной питательной смеси Кнопа, мы получили сходные результаты (табл. 43).

Учитывая вышеизложенное и ряд других биологических особенностей укореняющихся погруженных гидрофитов, а именно — высокую проницаемость кутикулы и эпидермиса их листьев, слабое развитие корней, большую редукцию сосудисто-проводящей системы, а также результаты наших экспериментов (табл. 44), можно заключить, что основную нагрузку в поглощении веществ из внешней среды у этих растений несут листья. При наличии во внешнем растворе достаточного количества растворенных питательных веществ поглощение осуществляется листьями, так как в них сосредоточены основные центры мобилизации поглощаемых соединений (митохондрии, хлоропласты) для синтеза различных биополимеров. Такое поглощение оправдывается и с точки зрения меньших энергетических затрат на транспорт поглощенных молекул из корней в ассимилирующие органы. Функция корней в таких условиях снижается и, очевидно, сводится в основном к обеспечению целостности гидростатической системы растения, имеющей

большое значение в регуляции скорости поступления веществ из внешней среды, а также транспорте поглощаемых соединений с восходящим током к различным органам. Если же во внешнем растворе содержится мало питательных веществ, роль корневой системы увеличивается. Недостаток поглощенных веществ листьями восполняется более интенсивным поглощением различных веществ корнями, так как донные отложения всегда имеют значительно большую концентрацию растворенных веществ, чем окружающая их вода.

Свободноплавающие плейстофиты поглощают питательные вещества только из водной среды. В экспериментах с многокоренником показано, что поглощение веществ из водной среды в основном осуществляется ризоидами и в меньшей степени — частью листеца, находящейся в непосредственном контакте с водной поверхностью. Скорость и характер поступления радиоактивного углерода в ткани ризоидов и листеца также различны (рис. 32). При помещении многокоренника в раствор ^{14}C -аминокислот поступление радиоактивной метки в его ризоиды происходит неравномерно и является явно выраженным двухфазным процессом. Быстрое увеличение скорости поступления этих веществ в ткани ризоидов, связанное с адсорбционными процессами, сменяется медленным, но более устойчивым поглощением. Форма кривых зависимости скорости поступления ^{14}C из раствора в листецы многокоренника от времени имеет плавный изгиб и свидетельствует о том, что поглощаемые соединения или продукты их первичной ассимиляции в основном поступают в листецы через ризоиды, а не из водной толщи при их непосредственном контакте.

5.2. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ И ВЛИЯНИЕ НА НЕГО РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

В состав клеток растений входят все химические элементы, встречающиеся в неживой природе. В зависимости от концентрации в клетке они делятся на макроэлементы (10^{-1} — 10^{-2} %), микроэлементы (10^{-3} — 10^{-5} %), ультрамикроэлементы (10^{-6} — 10^{-12} %). В группу макроэлементов входят биогены — азот, фосфор, калий, натрий, кальций, магний, сера, составляющие основу минерального питания растений. Для высших водных растений источником элементов минерального питания служат содержащие их питательные вещества, растворенные в водной толще водоема, или поровые воды донных отложений.

Поглощение веществ клетками корня высших водных растений или клетками листьев погруженных гидрофитов в общих чертах сход-

Таблица 45. Содержание биогенных элементов в высших водных растениях в период активной вегетации (% сухой массы)

Растение	Зола	N	P	K	Na	Ca	Mg
Гелофиты							
Тростник обыкновенный	8,72 11,38	1,86 0,91	0,18 0,14	2,59 2,03	0,11 0,17	0,20 0,26	0,18 0,27
Рогоз узколистный	9,70 22,90	1,57 1,49	0,24 0,30	2,01 1,93	1,11 0,94	0,74 0,89	0,41 0,81
Рогоз широколистный	21,8 18,9	2,21 1,15	0,53 0,47	0,70 0,41	0,70 2,35	1,14 0,70	0,63 0,72
Камыш трехгранный	9,0 11,3	1,68 1,95	0,41 0,56	2,30 4,70	0,91 0,73	0,17 0,14	0,15 0,27
Манник водяной	10,3 18,0	2,51 1,66	0,29 0,29	3,11 3,26	0,25 0,25	0,68 0,91	0,50 0,75
Сусак зонтичный	14,5 19,9	2,90 2,72	0,47 0,48	4,60 3,60	0,54 0,64	0,63 0,97	0,46 0,87
Укореняющиеся плейстофиты							
Болотноцветник щитовидный	15,5	3,68	0,41	2,92	0,92	0,07	0,72
Орех водяной	18,4	3,75	0,34	1,74	0,64	0,75	1,26
Рдест плавающий	17,3	4,84	0,44	2,60	0,67	1,13	0,64
Укореняющиеся гидатофиты							
Рдест пронзеннолистный	24,6	2,70	0,44	2,35	0,57	3,22	0,85
Рдест гребенчатый	30,1	3,26	0,39	2,96	1,42	0,72	0,80
Уруть мутноватая	19,9	3,49	0,44	2,30	0,65	1,75	0,53
Наяда морская	31,5	3,57	0,67	5,20	1,68	0,29	0,99
Взморник малый	31,7	2,64	0,55	3,72	1,80	0,55	0,69
Неукореняющиеся гидатофиты							
Телорез алоевидный	23,7	1,49	0,42	3,71	0,60	2,17	0,74
Роголистник погруженный	30,7	1,58	0,75	4,70	0,87	2,14	1,35
Свободноплавающие плейстофиты							
Водокрас	27,0	3,28	0,39	2,20	1,36	0,69	1,25
Многокоренник	29,3	4,46	0,24	—	—	2,6	0,90
Ряска малая	30,3	4,04	0,28	2,54	0,35	2,01	1,03
Азолла каролинская	50,5	3,99	0,47	2,33	—	—	1,66

Примечание. Над чертой — содержание химических элементов в надземной фитомассе, под чертой — в подземной.

но. Этот процесс зависит лишь от физиологического состояния протоплазмы и ее физико-химических свойств, определяющих характер взаимодействия с компонентами внешней среды. Поглощение веществ растительной клеткой и их транспорт через мембрану осуществляется пассивно в результате физико-химических процессов (адсорбции, диффузии) за счет кинетической энергии молекул и ионов и активно — с включением поглощаемого вещества в процессы метаболизма. Активный транспорт требует затраты энергии, как правило, в форме АТФ, высвобождаемой при диссимилиации углеводов в процессе дыхания. Нарушение снабжения клеток необходимой энергией, например в состоянии гипоксии или аноксии, часто возникающей у погруженных гидрофитов в условиях низкого содержания кислорода в воде, приводит к приостановке активного транспорта поглощаемого вещества. Свет как источник энергии фотосинтеза стимулирует поглощение веществ хлорофиллсодержащими тканями погруженных гидрофитов.

Наличие активного транспорта позволяет растительной клетке поглощать вещества против градиента концентраций и активно накапливать их внутри клетки. Эта особенность имеет большое биологическое значение для погруженных и свободноплавающих в толще и на поверхности воды гидрофитов, получающих необходимые элементы минерального питания только из водной среды, содержащей их в чрезвычайно малых концентрациях. Благодаря этому свойству гидрофиты могут накапливать биогенные вещества, в сотни раз превышающие их содержание в грунтах и в тысячи раз в воде [321]. Кроме того, растительной клетке присуща способность активно поглощать определенные вещества, наиболее необходимые для ее жизнедеятельности. Избирательность по отношению к отдельным химическим элементам зависит от физиологических особенностей растения и определяет видовую специфику этого процесса. В табл. 45 представлены результаты химического анализа различных видов высших водных растений, отобранных в водоемах Килийской дельты Дуная в пик их вегетации. Наиболее высокое содержание биогенных элементов характерно для свободноплавающих плейстофитов, неукорененных и укорененных гидатофитов, т.е. растений, питающихся за счет веществ, растворенных в воде. Самое низкое — у гелофитов, поглощающих эти соединения в основном из донных отложений. Укореняющиеся плейстофиты занимают промежуточное положение. В пределах каждой экологической группы хорошо видны различия, характерные для отдельных видов. Так, в группе гелофитов наиболее высокое накопление калия у сусака зонтичного. Рогоз широколистный содержит много кальция и мало одновалентных металлов — калия и натрия, а рогоз узколистный, напротив — мало кальция при достаточно высоких концентрациях калия и натрия. В группе укореняющихся гидатофитов много калия накапливает наяда морская. Большое количество магния содержится в тканях роголистника, однако среди неукореняющихся плейсто- и гидатофитов у него и телореза алоевидного самое низкое содержание азота.

Таблица 46. Содержание биогенных элементов в различных органах высших водных растений (% сухой массы)

Растение	Орган растения	N	P	K
Тростник обыкновенный	Соцветие	4,65	0,47	2,08
	Листья	2,04	0,28	1,63
	Стебель	0,87	0,14	0,79
	Корневище	1,72	0,17	1,75
	Придаточные корни почвенные	1,40	0,18	1,23
	Придаточные корни водные	2,05	0,25	1,04
Рогоз узколистный	Листья	2,55	0,14	0,95
	Корневище	1,37	0,30	1,27
	Придаточные корни почвенные	1,55	0,11	0,54
	Придаточные корни водные	2,82	0,16	0,58
Манник водяной	Листья	3,30	0,26	2,19
	Стебли	1,08	0,16	0,87
	Корневище	1,37	0,22	1,49
	Придаточные корни почвенные	2,35	0,20	0,9
	Придаточные корни водные	4,27	0,29	2,09
Рдест пронзеннолистный	Облиственный побег	5,63	0,50	1,99
	Корневище	2,51	0,26	4,52
	Корни	3,44	0,58	2,38

Один и тот же вид гидрофитов в зависимости от уровня обеспеченности биогенными элементами содержит разное их количество. На богатых питательными веществами субстратах растения накапливают эти элементы в больших количествах, на бедных — в меньших [307, 308]. Вместе с тем концентрационный фактор, определяемый соотношением содержания химических элементов в растениях и во внешней среде, намного выше в крайне бедных олиготрофных условиях обитания (песчаное дно), чем на плодородных сапропелях и в удобряемых рыбных прудах [307].

Неодинаково содержание химических элементов в разных органах гидрофитов (табл. 46). Их концентрация в растительных тканях [227] значительно колеблется и в онтогенезе (рис. 33). У гелофитов самое высокое содержание биогенных элементов в надземных органах в начале вегетационного сезона в период активного роста растений. Затем, по мере формирования фотоассимилирующей поверхности, скорость продукции органического вещества в растительных тканях начинает

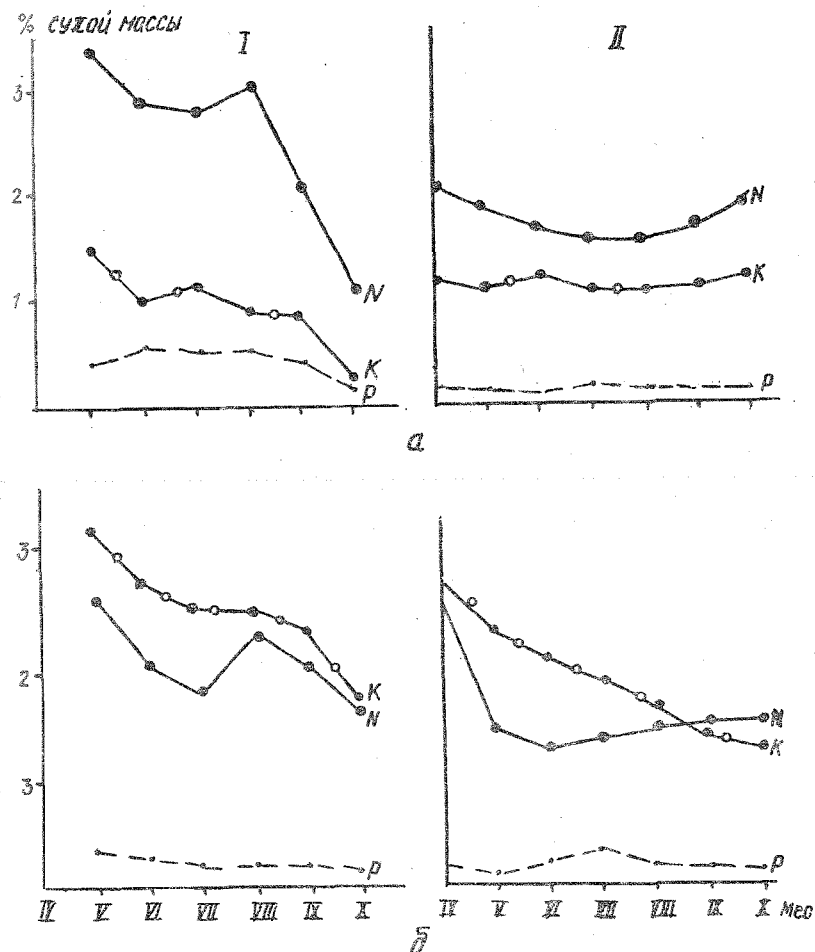


Рис. 33. Содержание азота, фосфора и калия в надземных (I) и подземных (II) органах тростника обыкновенного (а) и рогоза узколистного (б)

превышать скорость поступления в них минеральных веществ. Происходит "биологическое разбавление" минеральной компоненты органической, вследствие чего ее доля в единице массы растительных тканей уменьшается и достигает минимальных величин к пику вегетации. Этот период, как правило, характеризуется некоторым спадом интенсивности фотосинтеза, вследствие высокого уровня инсоляции, и снижением уровня образования органического вещества. Содержание биогенных элементов в это время несколько увеличивается, а затем, начиная с июня, когда происходят формирование и рост терминальных и зимующих почек возобновления, возникает их активный отток к точкам роста, т.е. в подземные органы, где их содержание начинает возрас-

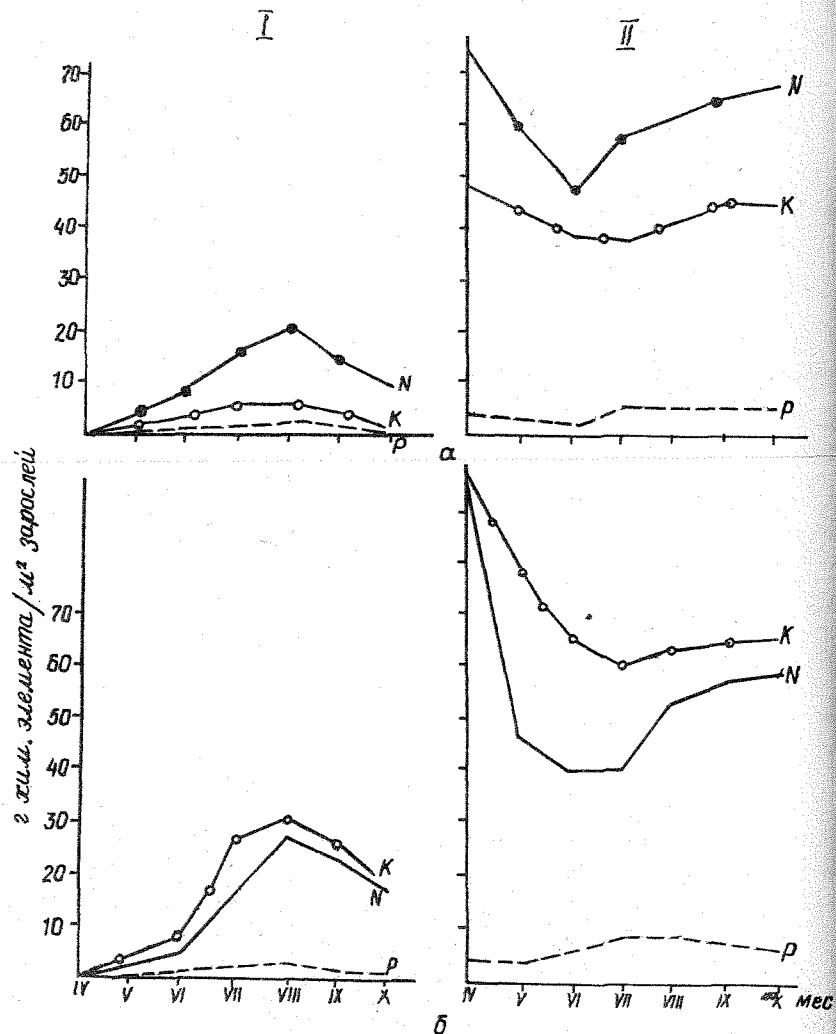


Рис. 34. Сезонная динамика накопления азота, фосфора и калия в надземной (I) и подземной (II) частях зарослей тростника обыкновенного (а) и рогоза узколистного (б)

стать. В целом содержание биогенных элементов в единице сухой массы подземных органов ниже, чем в надземных. Однако в пересчете на 1 м² заросли на долю корневой системы приходится гораздо большее их количество (рис. 34). Таким образом, к концу вегетации большая часть биогенных элементов оказывается связанной с корневой системой и в следующий вегетационный сезон будет использована для образования надземных фотоассимилирующих побегов. Этот факт имеет

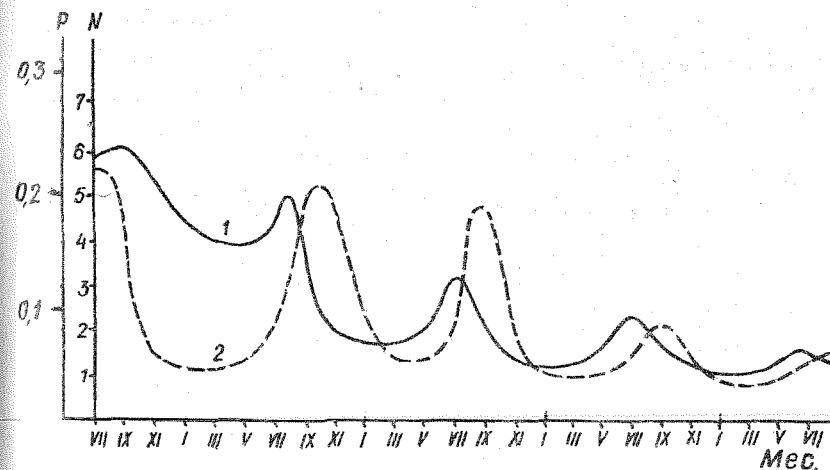


Рис. 35. Многолетняя динамика содержания азота и фосфора (% сухой массы) в корневищах тростника обыкновенного; 1 — азот, 2 — фосфор

чрезвычайно важное значение при исследовании круговорота биогенных элементов на заросших мелководьях или водоема в целом.

У многолетней корневой системы тростника общая закономерность динамики биогенных элементов (в частности, азота и фосфора) сохраняется ежегодно, но с тенденцией к уменьшению уровня накопления их в процессе старения подземных органов и достижения минимальных величин к началу отмирания этих органов (рис. 35). Ежегодно насыщение тканей подземных органов тростника азотом наступает раньше (к августу), чем насыщение фосфором (лишь к середине сентября). Так же однообразно изменяется общая зольность подземных органов с максимальным значением у молодых корней первого года вегетации и постепенным снижением к концу их жизни.

Сезонная динамика хорошо выражена и у укорененных плейстофитов. Подземные органы болотноцветника щитовидного содержат больше азота и фосфора перед началом основного роста растений — весной и после него — осенью, а надземные — летом во время основного роста. Максимальное насыщение тканей укореняющихся гидатофитов фосфором по сравнению с его концентрацией в водной среде наступает у разных видов в разное время. Так, у рдеста курчавого (178 %) — в мае, у рдеста плавающего (139 %) — в июне, у элодеи канадской (124 %) — в сентябре [408]. Колебания концентраций биогенных элементов в тканях растений в процессе их индивидуального развития свойственны и свободноплавающим плейстофитам, в частности рясковым. Однако короткий жизненный цикл этих растений — до 4 недель — делает эти колебания менее заметными.

Сезонная миграция химических элементов в самом растении характерна не для всех элементов. Наиболее подвижны те, которые в про-

Таблица 47. Содержание азота в тростнике в зависимости от речного стока этого элемента

Место отбора проб	Исследуемая часть растений	Азот, % сухой массы	Сток азота, т/км ³ в год
Дунай	Надземная	1,96	142,7
	Подземная	0,91	
Днепр	Надземная	1,59	24,0
	Подземная	0,86	
Днестр	Надземная	1,32	6,2
	Подземная	0,83	

Таблица 48. Аккумуляция биогенных элементов тростником обыкновенным в Старо-Стамбульском рукаве Килийской дельты Дуная (% воздушно-сухой массы)

Место отбора проб	Исследуемая часть растений	N	P	K
Исток	Надземная	1,99	0,14	1,10
	Подземная	0,66	0,08	0,95
Середина	Надземная	2,00	0,15	1,08
	Подземная	0,80	0,15	0,98
Устье	Надземная	2,61	0,15	1,33
	Подземная	0,86	0,16	1,45

цессе первичной ассимиляции переводятся в органическую форму (азот, фосфор, сера) или щелочные ионы (калий, натрий, кальций, магний, марганец). Плохо перемещаются в растении тяжелые металлы, в связи с чем они не подвержены сезонной миграции в растительном организме. Увеличение их концентрации в подземных органах земноводных растений не сопровождается существенными изменениями в надземных, а такие металлы, как медь, цинк, свинец, железо — аккумулируются только их корневой системой [391, 392]. Уровень накопления тяжелых металлов и биогенных элементов существенно зависит от pH среды. Например, сдвиг pH иловых вод в щелочную сторону делает малодоступным для гелофитов железо, а содержание в воде лабильной органики, напротив, способствует образованию хелатных форм этого элемента, которые наиболее усвояемы. Поглощение и накопление биогенов гидрофитами зависят от проточности водоема и величины стока поглощаемого химического элемента. Накопление азота, фосфора и калия в единице сухой биомассы растений в прирусловых зарослях тростника в Старо-Стамбульском гирле Килийской дельты Дуная изменяется по направлению от истока рукава к его устью (табл. 47). В устье рукава тростник содержит азота на 20—30 % выше, чем тростник, растущий у его истоков. Сравнение уровня накопления азота тростником в низовьях рек Дуная, Днепра и Днестра с величинами речного стока этого элемента показывает, что они полностью согласуются между собой (табл. 48). На накопление биогенных элементов большое влияние оказывает уровень солености воды в водоеме. Аккумуляция азота в солоноватой воде снижается, а фосфора — повышается. Соотношение осмотически активных биогенных элементов — калия, натрия, кальция и магния изменяется в сторону увеличения содержания натрия и магния и снижения калия и кальция. Интенсивное поглощение натрия тростником повышает его галофильность. Увеличение концентрации натрия в клеточном соке, с одновременным перераспределением других осмотически активных катионов, обеспечивает растительным клет-

кам высокий осмотический потенциал, в результате чего тростник может поглощать воду из среды, имеющей более высокое осмотическое давление [228]. Осмотический потенциал клеток в значительной мере обеспечивает не только водоудерживающую способность протоплазмы, но и ее проницаемость для других ионов.

Таким образом, высшие водные растения, накапливая различные биогенные и другие химические элементы, играют важную роль в их резервировании и круговороте в водоеме.

5.3. ПОТРЕБЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Вода природных водоемов всегда содержит определенное количество растворимых низкомолекулярных органических соединений, являющихся продуктами жизнедеятельности гидробионтов или продуктами разложения отмерших организмов. Решение вопроса о возможности поглощения высшими водными растениями готовых органических веществ из внешней среды было получено при проведении экспериментов на стерильных культурах рясковых [287, 300, 312]. Было показано, что для нормального роста ряски в стерильных условиях на минеральной питательной смеси добавки органического углерода и азота в виде сахарозы, глюкозы, аминокислот необходимы [300]. Особенно высока потребность в органических добавках у ряски, выращиваемой в условиях низкой освещенности [322].

Поглощение меченых по ¹⁴C глютаминовой кислоты, уксусной кислоты и глюкозы взморником морским показало, что наиболее быстро растение потребляет глютаминовую кислоту; уксусную кислоту, глюкозу и глицин примерно с одинаковой скоростью. Самый высокий ассимиляционный коэффициент у глюкозы — 90,4 %, а у других соединений — не менее 75 % [393]. В условиях вегетационного опыта с применением меченых соединений установлено, что земноводные растения (тростник обыкновенный, рогоз узколистный) могут поглощать лимонную, яблочную, фумаровую и другие органические кислоты [140].

В процессе жизнедеятельности высших водных растений важное место занимают органические вещества, содержащие азот, которые могут быть источником дополнительного углеродного и азотного питания. Наиболее доступны для растений и имеют большое значение в их метаболизме аминокислоты. Установлено, что эти соединения в больших количествах поглощают растения из семейства рясковых и марсилиевых [286]. Их поглощают укорененные гидатофиты — рдест пронзеннолистный [222, 223], взморник, валлиснерия [287],

гелофиты — тростник [224], ежеголовник [312], стрелолист [390]. Активно поглощают экзогенные аминокислоты придаточные корни водных злаков (тростник) [144]. На основании данных о содержании свободных аминокислот в воде затопленных тростниковых зарослей, а также в различных органах тростника обыкновенного было сделано заключение, что придаточные стеблевые корни тростника могут поглощать из воды такие аминокислоты, как цистин, цистеин, глицин, гистидин, аргинин, аспарагиновую кислоту, серин, гликокол и глютаминовую кислоту [378].

При исследовании способности высших водных растений поглощать различные экзогенные азотсодержащие органические вещества с помощью меченых соединений было обнаружено восемь отдельных транспортных систем, субстратами для которых являются нейтральные и основные аминокислоты, пуриновые основания, холин, этаноламин, тирамин, мочевина и альдогексозы. Установлено, что система для нейтральных аминокислот не транспортирует основные аминокислоты и не подавляется этими соединениями. Транспортная система для основных аминокислот не способна переносить нейтральные аминокислоты, но ингибируется некоторыми из этих аминокислот. Считается, что присутствие этих специфических, дискретных транспортных систем, способных обеспечить поступление различных веществ при низкой их концентрации, позволяет растениям утилизировать органические соединения, содержащиеся в природных водах [305]. Эксперименты, проведенные с ряской, показали, что нейтральные и кислые аминокислоты поглощаются растениями посредством H^+ -котранспорта.

В процессе исследования поглощения экзогенных органических веществ из смеси аминокислот обнаружен антагонизм между некоторыми из них. α -Лейцин, α -валин, α -изолейцин, добавляемые в среду совместно, ингибировали поглощение друг друга, что свидетельствует о принадлежности их одной транспортной системе. α -Глицин, α -глутамат, α -аланин (аминокислоты — антагонисты) ингибируют поглощение α -лейцина, α -валина и α -изолейцина, а α -валин, α -орнитин, α -лизин не оказывают такого эффекта [294].

Поглощение органических веществ (аспарагин) из смеси с неорганическими ионами (фосфаты) показало, что особенности поглощения аминокислот во многом соответствуют особенностям поглощения неорганических ионов [285, 287]. Вместе с тем их поглощение и накопление в растительных тканях происходят независимо друг от друга. При поглощении парных комбинаций аминокислот (гликокол + аланин, гликокол + аспарагин) их суммарное поглощение не превосходит поглощения каждой из них из чистого раствора. В этом случае большое значение имеют снабжение растительных тканей кислородом и чувствительность дыхания к влиянию ингибиторов. Если одни ингибиторы (цианистый калий, йодуксусная кислота, Na-арсенит) подавляют поглощение фосфора и аспарагина, другие (пенициллин, Na-арсенат) —

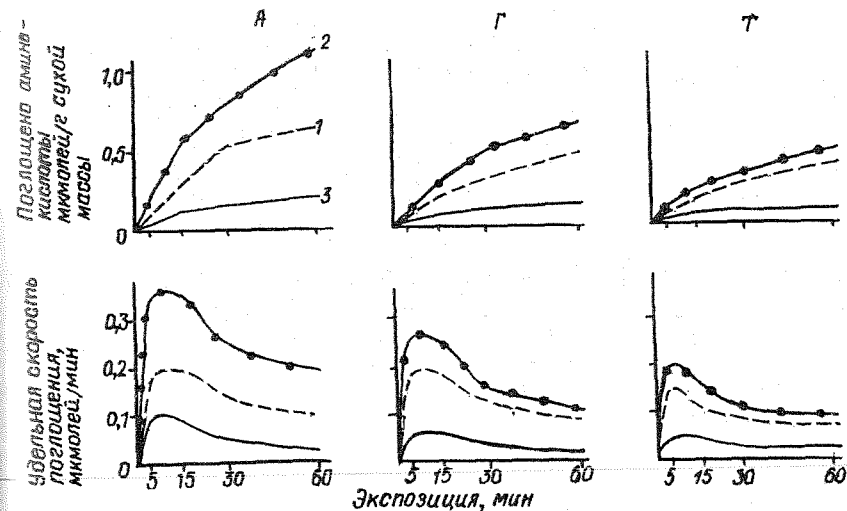


Рис. 36. Поглощение аминокислот меченых по ^{14}C — многокоренником (1), рдестом пронзеннолистным (2), тростником обыкновенным (3): А — аланин, Г — глютаминовая кислота, Т — триптофан

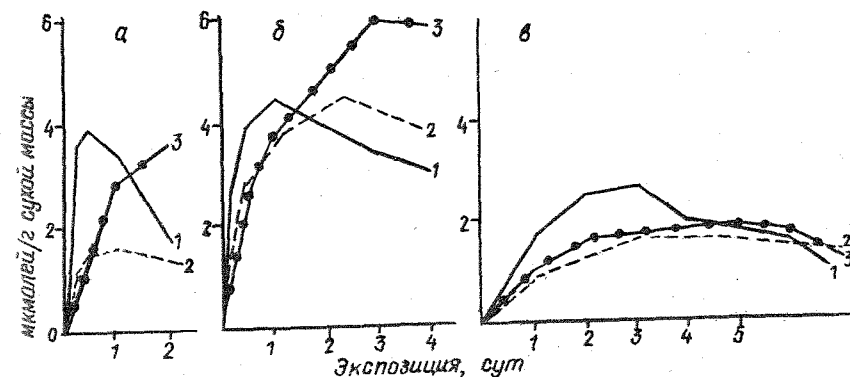


Рис. 37. Динамика поглощения ^{14}C -аланина (1), ^{14}C -глутаминовой кислоты (2), ^{14}C -триптофана (3) многокоренником (а), рдестом пронзеннолистным (б), тростником обыкновенным (в)

только аспарагина, а третьи (флоридзин) — только фосфата [285]. Отмечено, что поглощение и передвижение аминокислот по клеткам листа — различные процессы [286, 287], и свет, в противоположность поглощению ионов валлиснерией, стимулирует только передвижение [287, 288].

В наших экспериментах многокоренник в стерильной культуре активно поглощал меченые по ^{14}C аланин, глютаминовую кислоту и трип-

тофан, взятые в концентрации, соответствующей среднему их содержанию в природных водах [224]. В нестерильных условиях исследовано поглощение этих веществ растениями различных экологических групп: гелофит — тростник обыкновенный, укорененный гидатофит — рдест пронзеннолистный и свободноплавающий плейстофит — многокоренник (рис. 36). Динамика изменения скорости поглощения аминокислот этими растениями в течение часа отражает ярко выраженный двуфазный процесс. На первом быстром этапе, длящемся около 30 мин, происходят поверхностно-адсорбционные процессы, характеризующиеся межмолекулярными взаимоотношениями адсорбента и адсорбируемого вещества. На втором более медленном этапе преобладает активный перенос веществ с использованием энергии обмена веществ. Наиболее активно поглощается аланин, затем глютаминовая кислота и триптофан. Различия в интенсивности поглощения испытуемых аминокислот определяются их ролью в метаболизме растений, физико-химическими свойствами и физиологическим состоянием растений.

С помощью кривых поглощения, построенных за длительный промежуток времени, мы проследили, как меняется процесс поглощения аминокислот во времени (рис. 37). С увеличением экспозиции растений на растворах аминокислот радиоактивность тканей возрастает, а затем, достигнув определенного максимума, снижается. Экзогенные аминокислоты не только поступают в растение, но и перерабатываются в процессах обмена веществ, вследствие чего начинают выделяться конечные продукты их метаболизма, содержащие радиоактивный углерод. При длительных экспозициях происходит потеря меченого углерода из раствора за счет деятельности микрофлоры. Таким образом, уменьшение радиоактивности растительных тканей после максимального их насыщения поглощаемыми веществами является результатом двух процессов — эндогенного и экзогенного.

Различия в скоростях поступления радиоактивного углерода из меченых аминокислот обусловлены степенью их метаболизации в растении. Для выяснения усвояемости аминокислот, используемых в наших экспериментах, мы определили распределение радиоактивной метки между спиртоводорастворимыми и спиртоводонерастворимыми компонентами тканей гидрофитов (табл. 59). У многокоренника и тростника преобладающее количество экзогенных аминокислот включается во фракцию спиртоводонерастворимых веществ. У рдесты радиоактивность обеих фракций почти одинакова. У тростника и многокоренника более высокое содержание радиоактивного углерода в спиртоводонерастворимой фракции, состоящей в основном из белков и других высокомолекулярных соединений, по-видимому, связана с синтетической деятельностью их корневой системы, с помощью которой осуществляются поглощение и первичное усвоение экзогенных аминокислот.

Таблица 49. Распределение радиоактивности (% общей радиоактивности) между спиртоводорастворимыми (Р) и спиртоводонерастворимыми (Н) продуктами ассимиляции ^{14}C -аминокислот высшими водными растениями

Растение	Аланин		Глютаминовая кислота		Триптофан	
	Р	Н	Р	Н	Р	Н
Многокоренник	31	69	29	71	28	72
Рдест	47	53	46	54	52	48
Тростник	22	78	16	84	38	62

Итак, поглощаемые аминокислоты используются водными растениями в их конструктивном обмене. Исследования влияния аминокислот на интенсивность метаболизма высших водных растений — дыхание, активность окислительных ферментов, фотосинтез, содержание фотоассимилирующих пигментов, азотистый обмен и продуктивность [219, 221] дали возможность определить степень участия поглощаемых соединений в общей продукции растений, а именно: их прямое использование в конструктивном обмене и регулирующее действие на метаболизм, прежде всего фотосинтез. На основании полученных данных с помощью коэффициентов органотрофии, автотрофии и органотрофной регуляции фотосинтеза, которые были предложены при изучении продукционных процессов у морских макрофитов [254], выявлена комплексная природа продукционных процессов высших водных растений различных экологических групп в условиях миксотрофного питания (табл. 50).

У рдесты пронзеннолистного, обладающего самой высокой гидрофильностью по сравнению с тростником и многокоренником, при достаточно высокой степени автотрофности ($K_a = 88,9-94,9$) способность к гетеротрофной ассимиляции аминокислот выражена в наибольшей степени ($K_o = 5,1-11,0$). По-видимому, это связано с тем, что фотосинтез у него осуществляется в условиях низкой освещенности, т.е., прежде всего, с эволюционной адаптацией к обитанию в водной среде. Подтверждением этому служит и низкое соотношение хлорофилла а к хлорофиллу в (2,6) (табл. 2), характеризующее рдест как теневое растение. Усвоение аминокислот отрицательно сказалось на фотосинтезе рдесты и снизило его интенсивность в 2-2,5 раза. Однако продуктивность рдесты в среднем на 8 % выше, чем в контроле, где растения выращивались без добавления аминокислот.

У тростника и многокоренника при высокой степени автотрофности ($K_a = 83,4-97,0$) уровень гетеротрофной ассимиляции аминокислот не высок ($K_o = 1,5-2,7$). Вместе с тем их регулирующее действие на фотосинтез превышает прямое использование этих соединений в

Таблица 50. Участие экзогенных аминокислот в продукционных процессах высших водных растений

Аминокислота	Фотосинтез, мг СО ₂ /г сухой массы		Прямое использование аминокислот в конструктивном обмене, мг/г сухой массы	Коэффициент продуктивности			Фотосинтетическая цена аминокислот субстрата
	Контроль (без добавления аминокислот)	Опыт		Автотрофии, К _а	Органо-трофии, К _о	Органо-трофической регуляции фотосинтеза	
Тростник обыкновенный							
Аланин	10,2	10,8	0,165	93,0	1,5	5,47	65,5
Глютаминовая кислота	10,2	10,8	0,193	92,8	1,76	5,48	55,9
Триптофан	10,2	10,3	0,232	97,0	2,20	0,95	44,4
Многокоренник обыкновенный							
Аланин	34,4	40,2	1,024	83,4	2,48	14,07	39,2
Глютаминовая кислота	34,4	37,2	0,948	90,2	2,48	7,34	39,2
Триптофан	34,4	36,0	0,990	93,0	2,67	4,32	36,4
Рдест пронзеннолистный							
Аланин	26,5	10,2	0,550	94,9	5,11	—	—18,5
Глютаминовая кислота	26,5	10,3	0,756	93,2	6,83	—	—13,6
Триптофан	26,5	7,7	0,954	88,9	11,03	—	—8,1

2—4 раза. Продуктивность тростника при усвоении аминокислот выше на 31, а многокоренника на 3 %.

Таким образом, экзогенные аминокислоты в большей степени выступают как биологически активные соединения, регулирующие метаболизм растений, и в меньшей степени как соединения, непосредственно принимающие участие в образовании органического растительного вещества. Этот факт имеет чрезвычайно важное значение в жизнедеятельности водных растений, так как экзогенные метаболиты, содержащиеся в природных водах, могут выступать в качестве регуляторов продукции растений, которая является косвенным показателем их роли в процессах самоочищения водоемов.

В целом характерной особенностью минерального и органического питания высших водных растений является способность поглощать питательные вещества из окружающей их среды не только корнями (геллофиты и укорененные гидато- и плейстофиты), но и облиственным побегом (гидато- и плейстофиты). Их химический состав колеблется в достаточно широких пределах и зависит от экологического типа, вида растений, климатических условий, сезона года, химического состава донных осадков и водной толщи водоема, физико-химических свойств поглощаемых элементов и веществ. Помимо минеральных соединений высшие гидромакрофиты поглощают содержащиеся в водоемах растворенные низкомолекулярные органические вещества. Способность поглощать их и усваивать в процессах метаболизма более выражена у неукорененных и укорененных гидатофитов, что имеет определенное положительное значение для растений, произрастающих в условиях с недостаточной освещенностью.

ГЛАВА 6. РАСТЕНИЯ И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА

Водоем — сложная экологическая система, в котором сообщество живых организмов и неживая среда функционируют совместно. Концепция экосистем в современной экологии является глобальной. Методологической основой этой науки является системный подход, ориентированный на изучение специфических характеристик сложно организованных объектов, многообразия связей между элементами, их разнокачественности и соподчинения [249]. Изучение экологии сообществ и выявление механизма их взаимосвязей невозможно без знаний фундаментальных основ биологии изучаемых организмов (физиологии, морфологии, анатомии), их структурных и функциональных особенностей [92]. Исследование природных взаимосвязей — научная основа рационального природопользования, охраны природы.

6.1. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ С ПРОКАРИОТАМИ И НЕКОТОРЫМИ НИЗШИМИ РАСТЕНИЯМИ

Особый интерес представляют взаимоотношения высших водных растений с прокариотами, представленными в биоценозах бактериями, актиномицетами, синезелеными водорослями (цианобактериями). Изучение взаимоотношений высших водных растений с сапрофитной микрофлорой показывает угнетающее действие гидрофитов на микроорганизмы. Исследование взаимоотношений водной растительности и сапрофитной микрофлоры имеет большое значение в общей оценке бактериального самоочищения водоемов [91]. Сообщества высших водных растений оказывают влияние на численность бактериопланктона, которая в зарослях прошлогоднего и вегетирующего тростника обык-

новенного в Северо-Крымском канале и в канале Северский Донец — Донбасс была в 1,5—2 раза больше, а гетеротрофных бактерий — в 2—6 раз больше, чем на чистоводье, вследствие разложения отмерших растений [171]. Влияние камыша озерного на среду обитания так велико, что определенные группы микроорганизмов (например, кишечная палочка сальмонелла) исчезают из этих биотопов без следа за короткое время. Показано, что в лабораторных условиях камыш синтезирует и экскретирует сильно действующий антибиотик [283, 357, 388]. Свойство высших водных растений обезвреживать воду известно давно. Еще татары-кочевники бросали в питьевые водоемы для оздоровления воды корневища аира.

Исследуя фитогенное влияние растений на их сообитателей, необходимо изучать и симбиотические (мутуалистические) взаимоотношения высших водных растений с грибами. Грибы вступили вначале в контакт с растениями как паразиты, а затем у некоторых из них в процессе эволюции сложились мутуалистические взаимоотношения, что сопровождалось формированием микоризы. У представителей семейств осоковых, ситниковых, рдестовых, ежеголовниковых, рогозовых — микориза отсутствует. Однако растения, которые произрастают как в местах, покрытых водой, так и на относительно сухих почвах (тростник), в воде микоризы не образуют, а на сухих почвах они являются микосимбионтами [198].

Существует немало работ, указывающих на антагонизм между высшими водными растениями и водорослями. Так, на оз. Островенском Волынской области в зарослях тростника (без примеси других макрофитов) менее развиты планктонные и перифитонные представители синезеленых водорослей, чем в смешанных зарослях тростника с рогозом и камышом [95]. Особо сильное воздействие зарослей тростника на развитие синезеленых водорослей сказалось в июле, а затем в августе и сентябре, т.е. в период, наиболее благоприятный для их развития. Было установлено угнетающее влияние на анабену урути колосистой и губительное действие многокоренника обыкновенного [53]. Обнаружена альгидная активность высших водных растений различных экологических групп (ежеголовник, манник, кувшинка, кубышка, камыш, осока, аир, рогоз, ряска, роголистник, рдесты, сусак, стрелолист) по отношению к культуре анабены — возбудителя "цветения" воды [162]. Наиболее активными были водные экстракты из корней аира, рогоза широколистного, стрелолиста, осок и экстракты из листьев манника водяного, роголистника погруженного в разведении 1:800—1:1600. Сильным альгидным действием на синезеленые водоросли обладает роголистник погруженный; более слабое ингибирующее действие на синезеленые водоросли в культуре — у урути колосистой [89].

В небольших замкнутых водоемах (прудах) фитопланктон очень подвержен влиянию макрофитов. В этих условиях эффективно регу-

лирует численность синезеленых водорослей также роголистник. В настоящее время рекомендуется использование его зарослей для борьбы с "цветением" воды синезелеными водорослями [88]. Кроме того, установлена четко выраженная альгидцидная активность метаболитов корневищ высших водных растений [141].

Таким образом, в водоеме существуют чрезвычайно сложные и многогранные взаимоотношения между микро- и альгофлорой и высшими водными растениями. Эти взаимоотношения обусловлены действием растворимых метаболитов на гидрофлору, которое может носить угнетающий, индифферентный и стимулирующий характер.

6.2. ВЗАИМНОЕ ВЛИЯНИЕ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

После выхода в свет в 1937 г. работы Г. Молиша "Влияние одного растения на другое — аллелопатия", термин "аллелопатия" получил широкое распространение. Аллелопатию трактуют узко — как "влияние прижизненных выделений одних растений на другие" [198] и более широко — как воздействие не только прижизненных выделений растений, но и веществ, образующихся при разложении их отмерших органов [48]. Если аллелопатия — явление, свойственное фитоценозам, то, учитывая зависимость жизнедеятельности автотрофных растений от консортивно связанных с ними организмов (консортов), можно сказать, что аллелопатия — это влияние одних растений (детерминантов консорций) на другие, обусловленное выделением в среду обитания метаболитов самих растений и их консортов. Все органы растений способны выделять в окружающую среду разнообразные вещества, однако до сих пор недостаточно ясно функциональное значение метаболитов, за исключением веществ, поступающих в окружающую среду при фотосинтезе, транспирации, дыхании. Предположили, что в выделениях растений содержатся следующие компоненты: 1 — балластные метаболиты, от которых растению необходимо освободиться; 2 — привлекающие полезных и отпугивающие вредных для растений консортов (аттрактанты и репелленты); 3 — обеспечивающие существование растений при высоких температурах воздуха, недостатке воды; 4 — поглощенные из почвы или полученные от симбионтов для синтеза более сложных соединений; 5 — образующиеся при поражении паразитами и вредителями [198].

Большое влияние оказывают водные макрофиты друг на друга. Продуктивность тростника, культивируемого вместе с рогозом, составляет 61 % его продуктивности в чистой одновидовой заросли, а при сов-

местной культуре с осокой Гудсона продуктивность тростника увеличивается на 52 %. Манник водяной очень влияет на другие виды растений, поэтому в исследованиях продуктивности макрофитов должны учитываться биоценотические связи различных видов [397]. В зависимости от состава группировок водных макрофитов их биомасса в Иваньковском водохранилище меняется: чистые заросли манника водяного наиболее продуктивны — до 120 ц/га, группировки манника с растениями с плавающими листьями имеют меньшую продуктивность — 60–80 ц/га, а фитоценозы манника с подъярусом воздушно-водных растений — 45–50 ц/га. Очень угнетают манник камыш и аир — его биомасса снижается до 17–20 ц/га [276].

О взаимном влиянии водных растений можно судить также по результатам совместного культивирования ряски горбатой и многокоренника обыкновенного. Хорошо размножающийся в одновидовой культуре многокоренник быстро отмирает при совместном обитании с ряской (рис. 38).

Есть сведения, что материнские растения рогоза широколистного отрицательно воздействуют даже на собственные всходы. Это происходит, по-видимому, из-за отсутствия устойчивости к прижизненным выделениям материнских растений и к метаболитам их консортов, так как в типичных для взрослых особей условиях произрастания рогоз размножается исключительно вегетативным путем, а размножение семенами происходит лишь при заселении новых территорий, не покрытых водой [198].

Проведенные нами в августе наблюдения за тростником обыкновенным, манником большим, рогозом узколистым в монодоминантных зарослях и в полидоминантных сообществах высокоевтрофного замкнутого водоема показали, что совместное произрастание тростника с рогозом, манника с рогозом и рогоза с тростником благоприятно влияло на них. Об этом можно было судить по более активному росту, интенсивности транспирации и по более высокой обводненности листьев в полидоминантных сообществах (табл. 51), а также по морфометрической характеристике этих растений (табл. 52) по сравнению с их монодоминантными зарослями¹.

¹ В исследованиях принимали участие В.В. Додь и Н.С. Рубан.

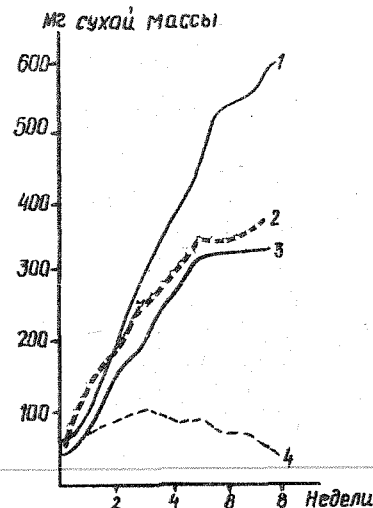


Рис. 38. Рост ряски и многокоренника в чистых и смешанных культурах [по 198]: 1 — многокоренник, 2 — ряска горбатая, 3 — ряска горбатая в культуре с многокоренником, 4 — многокоренник в культуре с ряской горбатой

Таблица 51. Высшие водные растения в моно- и полидоминантных сообществах в замкнутом водоеме

Сообщество, растение	Высота растений, см	Транспирация, г/г сухой массы	Обводненность, %
Монодоминантные заросли тростника	295	0,011	43,0
Тростник в тростниково-рогозовом сообществе	319	0,021	50,0
Монодоминантные заросли манника	173	0,052	69,3
Манник в манниково-рогозовом сообществе	182	0,181	68,4
Монодоминантные заросли рогоза	233	0,014	65,2
Рогоз в тростниково-рогозовом сообществе	245	0,015	68,7

Кроме того, в смешанных тростниково-рогозовых зарослях, а точнее в зоне взаимного проникновения тростниковой и рогозовой популяций изменяется интенсивность накопления химических элементов, которая зависит от степени преобладания в заросли одного или другого вида [226]. В слабозаиленном песке при 50 %-ном соотношении тростника и рогоза особенно интенсивно накапливает микроэлементы (Cu, Zn, Ni) корневая система тростника — в 4 раза выше, чем в монодоминантной заросли. При уменьшении доли этого растения в смешанной заросли до 20 % общее содержание меди, цинка и никеля возрастает в надземных органах соответственно на 18, 90 и 60 %. Аналогичная закономерность наблюдается и у рогоза, однако величины, характеризующие соотношение содержания химических элементов в подземных и надземных органах растений из смешанных зарослей на порядок меньше, чем в монодоминантных.

Метаболизму высших водных растений и их роли в гидробиоценозах посвящен обзор Т.Я.Метейко [152], в котором обобщены данные о взаимосвязи высших водных растений в водоемах, составе, роли их прижизненных и посмертных выделений. При слабой проточности в густых зарослях высших водных растений накапливается большое количество продуктов жизнедеятельности перифитона, что существенно сказывается на гидрохимическом режиме. Концентрация кислорода в середине зарослей рогоза и манника уменьшается до нуля, содержание углерода, биогенных элементов, сахаров — максимально [217].

Водные экстракты из рогоза широколистного (в разведении 1:40) увеличивают скорость движения хлоропластов элодеи на 20–60 %, рогоза узколистного — на 50, ежеголовника — на 30 %. Большие концентрации экстрактов (1:10) из тростника, рогоза, ряски уменьшают

Таблица 52. Морфометрическая характеристика тростника обыкновенного, манника большого и рогоза узколистного в моно- и полидоминантных сообществах замкнутого водоема (сентябрь)

Сообщество растений	Статистическая характеристика измерений	Ширина основания листа среднего пружса, см	Длина листа среднего пружса, см	Количество зеленых листьев, шт.	Длина надводной части стебля, см	Площадь		Общая листовая поверхность надводной части, см ²
						листовой пластинки, см ²	влагалищной части листа, см ²	
Монодоминантные заросли	M	1,2	41,0	10,1	161,9	682,6	278,9	961,5
	m	0,2	2,7	1,7	23,1	209,2	79,5	273,8
	σ	0,04	0,5	0,4	4,6	15,9	54,8	54,8
	CV	15,1	6,7	17,2	14,3	30,7	28,5	28,5
Полидоминантное сообщество (тростниково-рогозовое)	M	1,3	40,7	10,5	170,6	730,1	345,2	1075,1
	m	0,3	3,4	1,2	20,7	226,1	108,0	290,2
	σ	0,1	0,6	0,2	3,8	42,0	20,1	53,9
	CV	19,2	8,2	12,1	12,1	31,0	31,3	27,0
Монодоминантные заросли	M	1,0	22,9	2,8	97,8	138,3	124,1	262,4
	m	0,2	6,5	0,9	19,2	81,6	30,8	106,8
	σ	0,1	2,1	0,3	6,06	25,8	9,8	33,8
	CV	15,2	28,3	32,8	19,6	59,02	24,8	40,7
Полидоминантное сообщество (манниково-рогозовое)	M	1,0	27,0	3,3	98,8	199,8	116,9	316,7
	m	0,2	2,7	1,3	17,9	128,3	32,1	146,6
	σ	0,1	0,9	0,4	5,7	40,6	10,1	46,4
	CV	20,4	10,0	37,9	18,2	64,2	27,5	46,3

Сообщество растений	Статистическая характеристика измерений	Ширина основания листа среднего размера, см	Длина листа среднего размера, см	Количество зеленых листьев, шт.	Длина надводной части стебля, см	Площадь		Общая листовая поверхность надводной части, см ²
						листовой пластинки, см ²	влагалищной части листа, см ²	
Монодоминантные заросли	M	0,6	62,22	2,1	80,9	173,9	179,9	353,8
	m	0,1	11,1	0,8	15,4	89,9	45,4	120,1
	σ	0,02	3,7	0,3	5,1	29,9	15,1	40,0
	CV	8,9	17,8	37,0	19,0	51,7	25,2	33,9
Полидоминантное сообщество (рогозово-тростниковое, рогозово-манниковое)	M	0,7	105,2	4,7	117,2	656,0	278,2	934,2
	m	0,1	20,5	0,9	25,7	65,6	90,1	42,3
	σ	0,02	4,6	0,2	5,7	59,4	20,1	76,5
	CV	14,5	19,5	20,1	21,9	40,5	32,4	36,6
Рогоз узколиственный	M	0,7	104,5	4,4	95,0	614,6	223,9	838,6
	m	0,1	13,0	0,8	10,1	69,2	34,4	89,7
	σ	0,01	2,4	0,1	1,8	30,9	6,3	34,6
	CV	9,1	12,5	17,5	10,6	27,5	15,4	22,6

скорость движения хлоропластов, а из роголистника и камыша — увеличивают. Экстракты активно действуют на протоплазматические мембраны. Выход антоциана из дисков свеклы при воздействии экстрактов из тростника, урути, водокраса замедляется [153]. Водные вытяжки (1:5) из молодых листьев и корневищ телореза алоевидного, хвостника обыкновенного, водокраса лягушачьего ингибируют движение хлоропластов в листе элодеи. К осени их активность ослабевает. Вытяжки из цветков кубышки желтой, кувшинки чистобелой стимулируют, а из листьев и особенно корневищ угнетают прорастание семян редиса [105].

6.3. ФИТОНЦИДНЫЕ СВОЙСТВА ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Одной из актуальных и мало изученных проблем современной биоценологии является вопрос о роли фитонцидов во взаимоотношениях между растительными и животными организмами. Фитонциды — летучие вещества — были открыты в 1928–30 гг. Б.П.Токиным и до сих пор привлекают к себе пристальное внимание специалистов. Большинство наземных растений продуцируют фитонциды, обладающие мощными бактерицидными, протистогидными, фунгицидными и другими свойствами, что позволяет использовать их в медицинской, ветеринарной и сельскохозяйственной практике. Фитонциды водных и прибрежных растений изучены мало.

Первая попытка изучения фитонцидов высших водных растений предпринята Ф.А.Гуревичем в 70-е годы [49]. На основании полученных им данных сделано предположение, что продукция фитонцидов представляет собой универсальное явление в растительном мире. Фитонцидная активность тесно связана со стадией развития растений, их физиологическим состоянием, сезонными условиями. Фитонцидные свойства водных растений сохраняются в различных географических зонах. Сходными фитонцидными свойствами характеризуются близкие виды растений, принадлежащие одному роду.

Различные виды водных растений выделяют свои специфические фитонциды, которые в совокупности создают в водоемах характерную химическую среду, определяя во многом благоприятные или неблагоприятные биологические, экологические, гидрохимические условия для тех или иных гидробионтов. Фитонцидные выделения ряда водных макрофитов оказывают ядовитое, а порой и губительное действие почти на все группы животных (беспозвоночных и позвоночных). Например, в водоемах, где произрастает манник большой, мало гидр,

дафний, циклопов, личинок и куколок комаров. Летучие фитонциды манника способны в течение нескольких минут убивать членистоногих, птиц и млекопитающих: гидры и эмбрионы моллюсков распадаются на мелкие части, у позвоночных животных нарушается газовый обмен, связанный с развивающимся кислородным голоданием, учащается дыхание, появляются одышка, конвульсии с последующей смертью. В составе фитонцидов манника определена синильная кислота [50, 51]. Фитонциды аира стимулируют развитие эмбрионов катушки роговой, а выделения манника — тормозят развитие и даже убивают зародышей этого моллюска. Этим можно объяснить способность моллюсков к выбору определенных видов растений для яйцекладки, а также концентрацию отдельных комплексов животных — пиявок, моллюсков, водных членистоногих, головастика, лягушек в зарослях растений. Наименьший токсический эффект вызывают стрелолист, ежеголовник, элодея, кубышка, кувшинка [49, 50, 51].

Существует строгая избирательная связь животных с водной растительностью. Наиболее заселены животными заросли рогоза, беднее — заросли тростника [231]. У водных растений (камыш) обнаружены химические механизмы защиты от водных организмов (растительноядные личинки ручейников), которые по этой причине предпочитают аллохтонные источники питания. Представитель пресноводного зоопланктона (диатомус) в светлое время суток избегает заросли гидатофитов (урути, рдеста) не только в результате создаваемого последними "теневого эффекта", но и благодаря выделяемым в процессе фотосинтеза метаболитам, оказывающим неблагоприятное влияние на рачков. Половозрелые особи более многочисленны в зоне литорали ночью, чем днем. Этот эффект менее выражен у колепидов и отсутствует у науплиусов [311]. Есть также данные о наиболее активном развитии хирономид, стрекоз, поденок, остракод, легочных моллюсков среди разных ассоциаций погруженной и полупогруженной растительности. При изучении структуры и вертикального распределения эпифитона рогоза узколистного Саратовского водохранилища обнаружена определенная закономерность в суточных ритмах вертикальных перемещений представителей этого биоценоза. Утром и вечером организмы скапливаются у поверхности растений. Днем (14.00 ч) и ночью (2.00 ч) гидробионты устремляются ко дну. Такой характер вертикального распределения водорослей и беспозвоночных животных в зарослях связан с солнечной активностью, физико-химическими и трофическими условиями, особенностями жизненных циклов организмов эпифитона и влиянием на него продуктов метаболизма растений.

В листьях водных и прибрежно-водных растений присутствуют фитонциды различной силы воздействия [111], о которой можно судить по влиянию на животные объекты (инфузории, дафнии, пресноводные гидры). Тканевые соки исследованных растений при контактном действии на водные организмы значительно токсичнее летучих веществ

этих же растений. Летучие вещества плейстофитов (кубышка, кувшинка, гречиха земноводная, рдест плавающий, водокрас, ряска малая) обладают более слабым действием, чем фитонциды гелофитов (частуха подорожниковая, белокрыльник, камыш озерный). Наибольшим фитонцидным воздействием среди укорененных плейстофитов обладают листья гречихи земноводной. Токсичность сока листьев у плейстофитов такая же, как и у гелофитов. Фитонцидные свойства летучих веществ гидатофитов (элодея, роголистник, пузырчатка, рдест пронзеннолистный, сосенка водяная) слабее, чем плейстофитов, и еще слабее, чем гелофитов. Наиболее выраженными фитонцидными свойствами среди гидатофитов обладает лишь рдест пронзеннолистный.

6.4. ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ

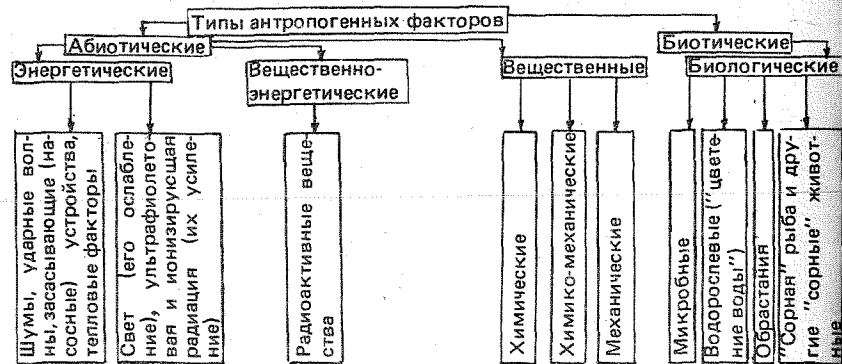
Нередко к группе биотических факторов относят и влияние человека на растения. Однако как по специфическим формам воздействия (сознательное изменение растений и среды или хозяйственная деятельность), так и по масштабам последствий, особенно возросшим в последние десятилетия, влияние антропогенных факторов заслуживает выделения в особую группу [45].

В настоящее время изменения биосферы под влиянием антропогенных факторов становятся чрезвычайно существенными. Академик В.И.Вернадский писал: "...человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой". Антропогенные изменения происходят весьма быстро: перемены, происшедшие в биосфере за последние несколько десятков лет, сравнимы с естественными изменениями, происшедшими за миллионы предшествующих лет.

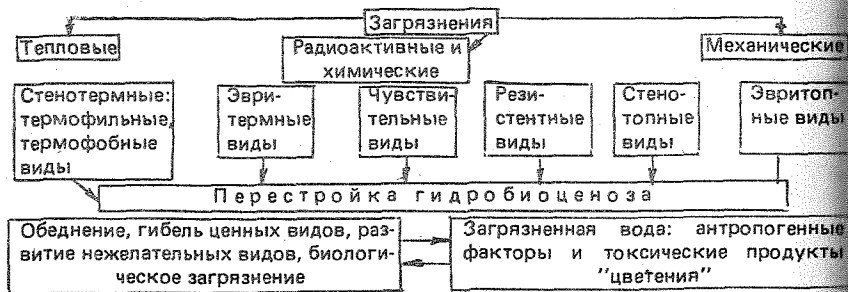
По мнению Г.Вальтера [26], сейчас нет естественного, не испытывавшего влияния человека, растительного покрова, если не считать небольших ключевых болот, крутых утесов и других подобных мест, занимающих небольшую часть всей территории. Реки спрямляются и, как все водоемы, они евтрофированы, а порой крайне загрязнены. Таким образом, главный фактор, определяющий сложение растительных сообществ — это вмешательство человека. Влияние естественных факторов, связанных со средой, занимает лишь второе место.

Количество антропогенных факторов огромно, а их разнообразие ускоренно возрастает. Одних только химических соединений производится ежегодно более четверти миллиона наименований. Антропогенные факторы, как и экологические (природные), делятся на абиотические и биотические. Схематическая классификация типов антропогенных факторов в гидросфере представлена ниже:

Классификация типов антропогенных (усиленных или ослабленных естественных и новых для природы) факторов в гидросфере [186, 187]



Наиболее чувствительным к антропогенному воздействию звеном природной среды являются поверхностные воды. Прибрежная зона и застойные участки водоемов оказывают существенное влияние на процессы самоочищения и формирование качества поверхностных вод благодаря обитанию в них высшей водной растительности. Общая схема действия загрязнений на водные экосистемы приведена ниже [187]:



Наиболее четко отражает общее состояние водоема и изменение экологических условий в нем погруженная растительность. Она особенно тесно связана с окружающей водной средой и меньше других подвергается воздействию механических факторов (ветра, волнения). Умеренное антропогенное евтрофирование на фоне высокой природной трофии не мешает, а даже благоприятствует развитию и разнообразию погруженной растительности. По мере усиления антропогенного евтрофирования в слабоминерализованных, ранее бедных питательными веществами водоемах, погруженная растительность постепенно полностью исчезает [160].

От содержания биогенных веществ в воде зависит существование свободноплавающих плейстофитов (лемнидов): водокраса обыкновенного, ряски малой, многокоренника обыкновенного, извлекающих

биогены прямо из воды. Поэтому лемниды могли бы быть отличными показателями состояния водоемов. Но это верно только для естественных евтрофных водоемов с жесткой водой. В слабоминерализованных озерах, подверженных антропогенному евтрофированию, лемниды обычно отсутствуют. Укорененные плейстофиты способны к обитанию в водоемах разного уровня трофии и относительно широким диапазоном концентрации минеральных и органических веществ в воде. Так, кубышка желтая может заселять и олиготрофные и высокевтрофные водоемы. Довольно большой экологической амплитудой обладает рдест плавающий, горец земноводный, кувшинка белая. Некоторые виды растений (рдест плавающий, кубышка желтая) преобладают в евтрофных озерах, вода которых более минерализована и обогащена биогенными веществами. Гелофиты менее других водных макрофитов подвержены влиянию антропогенного евтрофирования [160].

Высшие водные растения различного таксономического ранга проявляют различную устойчивость к повышению содержания в водоеме биогенных элементов, хлоридов, сульфидов; тяжелых металлов, что приводит к усиленному развитию одних видов и угнетению или исчезновению других. В результате этого нарушается равновесие в структуре фитоценоза, происходит обеднение видового состава. В ряде случаев образуются фитоценозы, представленные на 90 % и более одним видом растений, устойчивым к избытку в среде одного или нескольких химических элементов (своего рода защитная функция растительного организма) или способным их обезвреживать. Это позволяет фитоценозам оставаться жизнеспособными при повышенном поступлении в водоем минеральных или органических соединений. В числе таких видов могут быть названы тростник обыкновенный, камыш озерный и другие растения-космополиты, выработавшие в процессе эволюции устойчивые приспособительные функции, позволяющие им удерживаться в экосистеме в условиях возрастающего антропогенного давления. Слабое поглощение этими растениями минеральных и органических соединений из воды и донных отложений при увеличивающихся поступлениях евтрофирующих веществ компенсируется усилением развития фитомассы, проявлением гигантизма. Большой интерес вызывают также растения-концентраторы. Они обладают высоким (одним или двумя) барьером накопления. Элодея канадская является так называемым групповым концентратором многих тяжелых металлов и некоторых макрокомпонентов. При евтрофировании водоемов, связанном с поступлением промышленных стоков, сначала наблюдается увеличение фитомассы элодеи и концентрации отдельных химических элементов, а затем угнетение растений вплоть до их полного исчезновения из водоемов. Кроме элодеи к числу таких растений относятся рдесты, телорез, уруть [46].

Часто евтрофированию озер способствуют сами погруженные макрофиты, играющие в этом случае роль не только основного проду-

цента органического вещества, но и важного регулятора циркуляции биогенных элементов внутри водоема. Такие озера названы "макрофитными". [184, 185]. Продукционная организация макрофитных озер очень жизнеспособна и устойчива во времени. Она не только выдерживает влияние внешней среды, но и может длительное время сохраняться в условиях, нарушенных человеком.

В последнее десятилетие в результате антропогенного воздействия на водные экосистемы возросла угроза существования сообществ высшей водной растительности. Вследствие евтрофирования большинства исследованных водоемов округов Магдебург и Галле (ГДР), расположенных на р. Эльбе и ее притоках, в высокогорных ландшафтах и низменностях на месте бывших шахт, эта угроза стала реальной. Из-за увеличения концентрации биогенов в водоемах произошло сокращение сообществ высших водных растений, относящихся к Lemnetae и Potametea [370]. Усиление антропогенного фактора привело к нарушению естественного развития растительности и к изменению флоры плавней низовьев Днестра, Днепра, Дуная, занимающих около 30 тыс. га и играющих важную народнохозяйственную и природоохранную роль в данном регионе. За последние 10 лет на 50 % сократились площади произрастания ореха водяного, болотноцветника щитовидного, кувшинки белой, кубышки желтой, сальвинии плавающей. Почти исчезли ранее широко распространенные виды. При нынешних темпах сокращения площадей в ближайшие 10—15 лет они могут превратиться в отдельные изолированные друг от друга пониженные участки с прибрежно-водными видами растительности [266].

6.5. ВЛИЯНИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ

Формирование фитоценозов высших водных растений в значительной мере зависит от естественных абиотических факторов внешней среды. Высшие гидрофиты по-разному реагируют на затопление [72]. Некоторые виды более устойчивы к нему, другие даже при незначительном повышении уровня воды, по сравнению с обычным, начинают проявлять признаки угнетения и гибнут.

Оптимальная глубина для формирования зарослей рогоза узколистного — 50 см. При этом наземная биомасса растений наибольшая [145]. В Днепровских плавнях высокопроизводительные заросли тростника, имеющие промышленное значение, формируются на глубинах (постоянное или длительное затопление) 30—70 см [61].

Существует закономерная связь между глубиной затопления тростника и высотой его стеблей, их диаметром, урожайностью, а также

Таблица 53. Всхожесть (%) семян некоторых прибрежно-водных растений в открытом водоеме [133]

Растение	Всхожесть	Дни*	Всхожесть	Дни*
Прорастающие на поверхности воды				
Рогоз Лаксмана	62	26	20	10
Стрелолист трехлистный	61	27	11	9
Прорастающие на дне водоема				
Частуха подорожниковая	11	24	31	42
Частуха ланцетовидная	9	29	51	17
Камыш озерный	14	22	21	21
Кубышка желтая	74	35	96	35
Кувшинка белая	67	35	74	32
Кувшинка зубчатая	2	16	19	16

* От посева до появления последнего проростка.

содержанием в нем целлюлозы [61]. Глубина оказывает большое влияние и на энергию прорастания семян. Семена рогоза, стрелолиста трехлистного лучше прорастают на поверхности воды. Семена частухи подорожниковой, частухи ланцетовидной, некоторых видов кувшинки, камыша озерного и кубышки желтой быстрее и лучше прорастают на дне водоемов (табл. 53).

Режим уровней воды в водоеме имеет большое значение в формировании растительности. При спаде воды большинство растений погибает, а некоторые, например уруть колосистая, рдест разнолистный, образуют наземные формы [72]. Это широко известное проявление морфологической и экологической пластичности рассматривают как приспособление к колебаниям уровня воды в течение года. Нередко в местах с неустойчивым водным режимом (поймы, лиманы) взрослые особи высших водных растений переходят в покоящееся состояние. В некоторых случаях это связано не столько с недостатком доступной воды в почве, сколько с повышенной концентрацией солей. К числу таких видов относятся камыш морской, ситняг (болотный и одночешуйчатый), сусак зонтичный. Известно, что клубни камыша морского могут находиться в покое 7—8 лет [34].

Резко переменный режим уровней воды в поймах и дельтах больших рек, в бессточных разливах и озерах создает благоприятные условия для развития водного и наземного типов зарослей тростника. Мощным средством к существованию и распространению вида является образование стелющихся наземных побегов, достигающих 12 м длины и зачастую укореняющихся в узлах. Эти побеги всегда направлены в сторону воды и служат для захвата пересыхающей, освобождающейся от воды территории.

В Кременчугском водохранилище мы наблюдали способность тростника и ситняга (рис. 39) при резком спаде воды образовывать

стелющиеся укореняющиеся побеги, которые были направлены к воде. Стелющиеся корневища, плети и подземные корневища, помимо тростника и сытняга, отмечены у рогоза, сусака, камыша, различных видов осок. Большая экологическая пластичность проявляется у тростника. В сухих условиях он может выгонять из корневищ вегетирующие, а иногда и плодоносящие наземные побеги (цит. по [36]). Другие виды водных и прибрежных растений при пересыхании водоемов сохраняются в виде семян, плодов, покоящихся подземных побегов. Состояние покоя их может длиться около 7 лет [34]. Тростник относится к типичным пациентам (выносливцам), что справедливо для многих фитоценозов, в состав которых он входит [199]. В благоприятных для него условиях он образует многометровые заросли и проявляет себя как виолент (силовик), захватывающий территорию и удерживающий ее за собой, подавляя, заглушая соперников.

Одной из наиболее важных особенностей прибрежной (литоральной) зоны является ее непостоянный температурный режим. Большие суточные и сезонные колебания температуры позволяют жить в береговой полосе лишь тем растениям, которые способны переносить эти колебания. Среди гидато- и гелофитов есть микротермные, зимующие в открытом водоеме, и макротермные, зимующие при температуре не ниже 10 °С. К последним можно отнести почти все гелофиты тропического и субтропического происхождения.

Почти у всех гелофитов и укорененных плейстофитов, за исключением стрелолиста, лотоса орехоносного и болотноцветника щитолистного, зимой происходит подводный медленный рост вегетативных и репродуктивных органов, которые у некоторых из них закладываются в почках еще в августе–сентябре. Растения, формирующие бутоны в почках с осени и сравнительно интенсивно использующие зимний период для своего развития, раньше других начинают вегетацию (в феврале – марте) и цветение (в апреле – мае) [133].

Ниже представлены сроки цветения некоторых микротермных водных растений в Душанбе и в европейской части СССР.

Растение	Цветение растений по месяцам						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Камыш озерный							
Кубышка желтая							
Кувшинка малая							
Кувшинка чистобелая							
Рогоз широколистный							
Рогоз Лаксмана							
Болотноцветник щитолистный							
Частуха подорожниковая							
Сусак зонтичный							
Водяной орех плавающий							

— в Душанбе
 — в европейской части СССР

Таблица 54. Фенологические сезоны в развитии высших водных растений [92] *

Весна май — июнь	Лето июль — август	Осень сентябрь — октябрь	Зима ноябрь — апрель
Предвесна (7–10 °С)	Раннее лето (15–18 °С)	Ранняя осень (12–15 °С)	Менее 10 °С
Начало вегетации тростника обыкновенного, гречи-хи земноводной, нимфейных	Массовое цветение камыша и рдестов, тростник с бутонами, начало цветения нимфейных, цветение плавающего рдеста, гречи-хи земноводной	Окончание вегетации большинства видов высших водных растений. Появление бурой окраски листьев. Отцветание тростника, пожелтение камыша	В вегетативном состоянии на дне сохраняются элодея, уруть, сытняг
Начало весны (10–12 °С)	Лето (20–25 °С)	Осень (10–12 °С)	
Появление рыски трехдольной. Дальнейший рост рдестовых и нимфейных, появление на поверхности воды плавающих листьев	Массовое цветение нимфейных, гречи-хи земноводной, рдестов, начало созревания плодов. К концу лета массовое цветение тростника. Цветение теплореза, ежеголовника	Отмирание нимфейных, гречи-хи земноводной. Часть видов ложится на дно (рдесты, уруть). Образование турионов	

Весна (12–15 °С)

Начало цветения камыша озерного и рогоза широколистного

* Цитируется с сокращениями.

Повышение температуры до 39 °С сдвигает фазы поглощения минеральных элементов, в частности калия, так же, как включение света после темноты. Снижение температуры на протяжении суток вызывает сглаживание ритма поглощения, хотя уровень поглощения калия не изменяется [377]. Длительное голодание снижает теплоустойчивость водных растений, а этиоляция в некоторых случаях положительно влияет на это свойство [382]. Температурный максимум, т.е. температура, при которой еще не происходит повреждение и гибель растений, у элодеи — 38,5 °С, у валлиснерии — 41,5 °С. Высшие растения, как правило, отсутствуют в водоемах, температура которых выше 20 °С. Хотя в термальных источниках при температурах 32 и 35 °С была обнаружена рыска малая и многокоренник [17].

Исследовали температуру, при которой наступала гибель клеток высших водных растений [8]. В среднем она колебалась от 53 до 58 °С. Относительно высокая жароустойчивость клеток тростника, ка-

мыша и рогоза дает им возможность переносить воздействие высоких температур лучше, чем другим растениям.

От температуры зависит сезонное развитие высших водных растений. Вместе с тем фенологические времена года, как и температура, не могут точно соответствовать календарным срокам [92] и сдвигаются в зависимости от метеорологических условий (табл. 54).

Высокой холодоустойчивостью обладают тропические водные цветковые растения [17]. Это противоречит большой чувствительности к холоду тропических глубоководных водорослей, живущих в сходных экологических условиях. Первые выдерживают 0 °С в течение 24 ч и дольше, а границы холодоустойчивости у водорослей лежат в пределах лишь 5–14 °С.

Описано распространение растений в пресных водах в зависимости от температуры [318]. У элодеи и других подводных растений, выращивавшихся при одинаковой интенсивности света в течение 3 мес на холоде (4–8 °С) и в тепле (18–20 °С), наблюдалось приспособление ассимилирующей деятельности к температуре выращивания. Хлоропласты функционировали активнее при той температуре, при которой растения культивировались. Если адаптированные к холоду растения помещали в среду с более высокой температурой, а растения, адаптированные к теплу, — с более низкой, то в обоих случаях наблюдалось снижение их ассимиляционной деятельности. Значит, у одних и тех же видов, встречающихся в водоемах холодных, умеренных и тропических областей, вырабатывается протоплазматическая приспособленность к определенным температурам.

Путем 2–3-часового замораживания определяли границу холодоустойчивости побегов и листьев некоторых погруженных в воду растений [340]. Элодея и телорез погибли уже при 2-часовом легком замораживании. А лютик жестколистный оставался живым даже после замораживания при – 70 °С. Как известно, зимующие почки (турионы) многих водных растений (урути, рдеста, телореза, пузырчатка), переживающие холодное время года, холодоустойчивы. Для обитателей мелководных литоральных зон, в которых вода промерзает до дна, устойчивость вегетативных органов к замерзанию имеет большое экологическое значение.

У высших водных растений нет специальных приспособлений, реагирующих на изменение температуры. У ряда видов (сусак зонтичный, ряска малая, ряска трехбороздчатая) ризомы и ростки резистентны к воздействию отрицательных температур. Северная граница распространения многих видов, обитающих на мелководьях и не выносящих длительного воздействия низких температур, определяется нижним уровнем изотерм для данного района. Виды внутри своего ареала, часто довольно обширного, имеют разный тип размножения: так, северная граница распространения телореза проходит по 68 ° с.ш., в северной части ареала он размножается только вегетативно, между 55 и 68 °

с.ш. распространены по преимуществу женские растения. Для мужских растений телореза, как более чувствительных к температуре, 55 ° с.ш. является уже северной границей. Многие водные растения умеренной зоны (и погруженные, и с плавающими листьями) образуют своеобразные приспособления — почки, которые помогают им переносить неблагоприятные условия (уруть, лягушатник, пузырчатка, рдесты). При изменении температуры воды в водоемах некоторые погруженные растения меняют свой облик. У роголистника в летний период тонкие нежные удлинённые листья (летняя форма). Зимой листья у него значительно грубее, шире и короче (зимняя форма). В клетках многих водных растений образуется антоциан, от которого листья приобретают фиолетовую, красноватую или желтоватую окраски. По-видимому, антоциан способствует поглощению большего количества тепла растениями при низкой температуре воды [92]. Очень вынослив и может расти в самых разных природных условиях тростник. Довольно стойкие к суровым климатическим условиям и осоки [176].

Среди абиотических факторов заметное влияние на жизнедеятельность высших водных растений оказывают соленость воды и скорость ее течения. В высокоминерализованных водоемах беден видовой состав и происходит смена пресноводных форм солоноватоводными. В озерах с повышенной минерализацией не развиваются рогоз узколистный, частуха подорожниковая, рогоз широколистный, ежеголовник прямой. Из погруженных растений отсутствуют уруть колосовая, пузырчатка обыкновенная, роголистник погруженный. Самыми распространенными из воздушно-водных растений являются тростник обыкновенный, из погруженных — рдест гребенчатый. В качестве сопутствующего вида в солоноватых озерах встречается клубнекамыш морской [178].

Все пресные, солоноватые, слабосоленые и даже горько-соленые озера Казахстана имеют пояс тростника разной мощности или его сплошные заросли. Произрастание тростника на побережье Белого и Каспийского морей также связано с его высокой солеустойчивостью. Тростник выдерживает концентрацию солей до 25 г/л [35].

Изучение особенностей роста тростника и производительности его фитоценозов в засоленных местообитаниях позволило выяснить солеустойчивость и размер деградации тростниковых зарослей по мере увеличения засоления местообитаний в пределах Нижнего Днепра, который вместе с Днепро-Бугским лиманом и устьевыми отрезками рек Южный Буг, Ингул, Ингулец образуют единую водную систему, подверженную действию соленых вод Черного моря. Хотя тростник и солевывосливающее растение, однако он гораздо лучше растет в пресной воде, содержащей минимальное количество хлористых солей (0,0–300 мг/л). С увеличением их концентрации в воде закономерно снижается высота растений, уменьшается диаметр стеблей, падает продуктивность фитоценозов тростника. Количество побегов на 1 м², напротив, увеличивается. Постоянное засоление (содержание хлористых солей

в воде в количестве 5000–6000 мг/л), является критическим. Высота и диаметр стеблей при таком засолении уменьшаются в 2 раза, а продуктивность падает на 2/3. Допускают, что при увеличении содержания хлористых солей в воде до 10 000–12 000 мг/л урожайность тростника может снизиться до 1,2 т/га, а высота побегов уменьшится до 0,5–1,5 м. Полная гибель растений предполагается при 15 000 мг/л. В водоемах с переменным содержанием хлористых солей тростник способен в отдельные годы выносить концентрацию их в воде до 20 000 мг/л. Мокрые и особенно влажные солончаки являются экологическим пределом произрастания тростника на засоленных почвах. В таких местообитаниях развиваются карликовые растения с диаметром побегов 2–5 мм. Продуктивность тростника в таких сообществах составляет всего 0,5–2 т/га [110].

Засоление почвы вызывает целый ряд анатомических изменений в листьях тростника: увеличивается толщина листа и число крупных проводящих пучков на единице его поверхности, возрастают водозапасающие ткани, паренхимные обкладки и флоэма в пучках. Объем водопроводящих и механических тканей уменьшается [166].

Прямостоящие и стелющиеся побеги тростника на засоленных почвах отличаются ярко выраженной ксероморфной структурой: число проводящих пучков в стебле в 2–2,5 раза меньше, количество проводящих пучков на 1 мм² поперечного среза в 1,5–2 раза больше, диаметр проводящих пучков и сосудов меньше в 1,5–2 раза по сравнению со стеблями тростника из незасоленных мест обитания. Размеры флоэмы в проводящих пучках стелющихся побегов превышают размеры флоэмы в проводящих пучках растений из незасоленных мест и прямостоящих стеблей из солончаков [165].

В соленых озерах на юге Украины у тростника образуются плети длиной 7–8 м, направленные в сторону полосы песка [5]. По-видимому, это связано с поисками пресной влаги.

Соответственно степени выносливости к концентрации солей в воде различают растения полигалинные (приспособленные к сильной засоленности) и олигогалинные (обитатели слабосоленоватых вод или прибрежной полосы). Мезогалинные растения — промежуточная группа. Ниже представлена схема распространения некоторых водных и прибрежных растений в зависимости от солёности воды [45]. Группы: А — полигалинная, Б — мезогалинная, В — олигогалинная. Шкала — содержание солей в воде (‰)

Растение	А				Б				В		
	35	30	25	18	15	10	5	2	1	0,5	0,1
Взморник морской											
Руппия морская											
Руппия спиральная											
Камыш морской											
Камыш Табернемонтана											

Растение	А				Б				В		
	35	30	25	18	15	10	5	2	1	0,5	0,1
Рдест влагалищный											
Наяда морская											
Уруть колосовая											
Рдест стеблеобъемлющий											
Рдест нитевидный											
Рдест гребенчатый											
Рдест обыкновенный											
Взморник											
Камыш											
Лютик											

Морские и приморские растения, приспособленные к большим колебаниям солёности, называют эвригалинными, а более узкому диапазону — стеногалинными.

6.6. ЗАГРЯЗНЕНИЕ ВОДОЕМОВ И ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ

П е с т и ц ы . Высшие водные растения в процессе жизнедеятельности поглощают из водоема вещества различной химической природы, в том числе токсические соединения.

В связи с широким применением и длительной остаточной активностью во внешней среде наибольшую опасность для водоемов представляют хлорорганические пестициды (ДДТ, ГХЦГ, гептахлор). Применение этих веществ приводит к накоплению их в гидробионтах и включению в сложные системы живой природы [36]. Высшие водные растения интенсивно поглощают ДДТ и ГХЦГ. Максимальное количество пестицидов обнаружено в кувшинке белой (ДДТ — 11,5 мг/кг, ГХЦГ — 4,4 мг/кг). В ряске, рдесте, аире содержание ДДТ колеблется в пределах 2,0–3,8 мг/кг и ГХЦГ 0,9– до 1,1 мг/кг, что значительно превышает их содержание в воде. Содержание пестицидов в высших водных растениях зависит от сезона. К периоду похолодания их накопление уменьшается в 3–4 раза [38].

Поглощение токсических веществ, происходящее в процессе транспирации, способствует их перемещению по всему растению с последующим выделением через устьичный аппарат или с задержкой в определенных органах растений. Активное поглощение токсических веществ с последующей метаболизацией может привести к полной или частичной их детоксикации. Высказано два предположения о путях метаболизации ДДТ: 1 — в водных растениях с образованием в ходе обменных процессов ДДД и ДДЕ, которые практически не возвращаются в окружающую среду; 2 — в водоеме с образованием в ходе внутриво-

доемных микробиологических процессов ДДТ и ДДЕ, которые уже затем поглощаются из воды растениями. Очевидна и важна роль, принадлежащая водным макрофитам как агентам биodeградации ДДТ [22].

На основании изучения динамики поглощения ДДТ- ^{14}C рдестом пронзеннолистным и тростником обыкновенным обнаружено, что у рдеста отсутствует активный механизм регуляции этого процесса. Он поглощает такое количество пестицида, которое вызывает гибель растения. У тростника, напротив, выявлена активная защитная реакция на высокие концентрации ДДТ и ГХЦГ: в большом количестве они накапливаются в корневой системе, образуются новые придаточные (корневищные) корни, в результате чего значительная часть поглощенного ДДТ в стебли и листья не поступает. Кроме того, изменение соотношения ДДТ, ДДТ и ДДЕ в воде, корнях и листьях свидетельствует о частичном дехлорировании пестицида в растениях тростника. Это дает основание считать, что тростник играет существенную роль в процессах самоочищения водоемов от остатков ДДТ [150]. Помимо тростника обыкновенного способностью поглощать и накапливать в своих тканях ДДТ и ГХЦГ обладают роголистник погруженный и рдест пронзеннолистный. Увеличение содержания метаболитов ДДТ в листьях растений и снижение их содержания в воде говорит о частичном дехлорировании препарата с образованием менее токсичных ДДД и ДДЕ [149].

После опыления с вертолета небольшого болота поступление в ряску, рдест, пузырчатку ДДТ, содержащего 39 мкм Si^{36} , произошло через 4 ч, а максимальное его накопление — через неделю.

Основная характеристика физиологического состояния растений при влиянии на них пестицидов — активность фотосинтетического аппарата. Под действием высоких концентраций ДДТ снижается содержание фотосинтетических пигментов. Объясняется этот факт увеличением гидролитической активности хлорофиллазы. Снижаются не только содержание хлорофиллов, но и каротиноидов, а также интенсивность фотосинтеза и содержание белка. Фотохимическая активность в расчете на единицу хлорофилла при концентрации ДДТ 50 мкг/л снижается у роголистника до 91,4, рдеста — 85,8 %, при концентрации 1000 мкг/л — соответственно до 44,2 и 34,9 %, а при концентрации 2000 мкг/л — до 6,4 и 8,6 % по отношению к контрольному варианту [271].

Под воздействием ДДТ у роголистника и рдеста ингибируются процессы, связанные с усвоением CO_2 и выделением O_2 . Токсической для рдеста и роголистника дозой ДДТ была концентрация 0,5 мг/л. Она вызвала необратимые изменения физиологического состояния растений, усиление гидролитических процессов, ведущих к гибели. Рдест более резистентен по отношению к ДДТ, чем роголистник [149].

У тростника ДДТ и ГХЦГ снижают ассимиляцию $^{14}\text{CO}_2$. Подавление поглощения CO_2 при минимальных концентрациях пестицидов, возможно, связано с блокированием определенного звена в реакции фотосинтеза. У тростника фотосинтез осуществляется энергетически менее выгодным путем, что приводит к снижению интенсивности ас-

симилиции. Форма кривых зависимости ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ от концентрации пестицидов указывает на специфическое влияние препаратов на реакции фотосинтеза и общетоксический эффект. Поступление радиоуглерода в корневую систему значительно увеличивается с повышением концентрации ДДТ (от 0,05 до 2,0 мг/л) и ГХЦГ (от 0,025 до 1,0 мг/л). Если в контроле на корневую систему приходится 11,1 % общего количества поглощенного $^{14}\text{CO}_2$, то в опытах с ДДТ оно увеличивается до 29,9, а при максимальной концентрации ГХЦГ составляет 42,4 %. На фоне увеличения относительного оттока $^{14}\text{CO}_2$ ассимилятов возрастает и средняя скорость оттока в корни, что является защитной реакцией тростника. Тростник более резистентен по отношению к ДДТ, чем к ГХЦГ [273].

Выявлена реакция корней тростника обыкновенного на воздействие ДДТ и ГХЦГ в концентрациях от 25 до 2000 мкг/л. Низкие концентрации пестицидов (25 и 50 мкг/л) подавляют рост водных и почвенных придаточных корней, снижают общую и деятельную поглощающие поверхности. Кроме того, увеличиваются катионообменная и анионообменная емкости корней. Дальнейшее повышение концентрации пестицидов обуславливает повышение общей и деятельной поглощающих поверхностей водных корней и уменьшение почвенных. При низких и высоких концентрациях пестицидов в среде у тростника наблюдается тенденция к сохранению определенного оптимального уровня поглощательной способности корней. Такая перестройка механизмов регуляции и функционирования отдельных частей растений является, по-видимому, защитной реакцией на воздействие пестицидов и приводит к тому, что даже самые высокие концентрации ГХЦГ (1000 мкг/л) и ДДТ (2000 мкг/л) не вызывают гибели растений [150].

После 12-часовой обработки гербицидами (в концентрациях 10^{-2} — 10^{-1} М) ряски малой проницаемость мембран у нее увеличивается. Активность гербицидов снижается в ряду: диносебазид натрия, симазин, ланурон, прометрин, оксифлуорфен, амитрол, 2,4-Д глифосат, далапон. Далапон, глифосат и оксифлуорфен после 48–96-часового воздействия на ряску вызывают у нее видимые повреждения [359]. Применение гербицидов носит преимущественно эмпирический характер. Закономерности их накопления и метаболизации в водных растениях почти не изучены, что затрудняет выбор этих соединений для использования с водоохранной целью. Установлено, что элодея канадская и сальвиния плавающая устойчивы к действию 2,4-Д при дозе 5 мг/л. Для ряски маленькой, урути колосистой, роголистника погруженного эти концентрации гербицида токсичны [242]. Корреляция между устойчивостью растения к 2,4-Д и интенсивностью накопления гербицида не установлена.

Высказано предположение о том, что механизм действия гербицидов атразина и симазина на элодею канадскую заключается в перемещении хлоропластов к центру клетки, в их агрегации и разрушении пигментов. Это стало известным на основании использования радиоак-

тивных 98 %-ных атразина и симазина [30]. В корневищах тростника происходит детоксикация далапона [2].

Для определения миграционных свойств пестицидов в водоеме используется коэффициент накопления (Кн) как отношение содержания пестицида в растениях к его концентрации в воде. Например, Кн для ДДТ в различных элементах экосистемы распределяется следующим образом: для ила — 21, водных растений — 132, планктона — 53 000, рыбы (мышцы) — 282, висцеральный жир — 4243). Быстрое поглощение пестицидов из воды гидробионтами иногда рассматривают как ложное самоочищение водоемов, поскольку в результате десорбции они вновь поступают в воду [36]. Иными словами, пестициды активно циркулируют в водной экосистеме. Под истинным самоочищением подразумевается разрушение пестицидов (в результате гидролиза) на нетоксичные продукты. В водоеме у водных растений (ряска, элодея) различные функции. Если изъять растения из водоема с сорбируемыми ими загрязнителями, то их функция очистительная. Если же гидрофиты после сорбции загрязнителей сохранить в водоеме, то они могут служить источником вторичного загрязнения как исходным веществом, так и продуктами трансформации загрязнителей. Предельно допустимые концентрации ксенобиотиков для водных растений пока не установлены [37].

Ф е н о л. В сточных водах нефтехимических предприятий одним из токсических компонентов является фенол, который водные макрофиты способны поглощать и аккумулировать. При определенных условиях они могут и разрушать его. Под действием О-фенолов подвергаются изменениям и высшие водные растения, содержащие О-дифенол-оксидазу. Поскольку сами фенолы не могут взаимодействовать с сульфгидрильными (SH) группами, то уменьшение содержания Н-групп является косвенным доказательством присутствия смеси хинонов. Это может служить подтверждением гипотезы о хинонах как об активной форме фенольных токсикантов [138].

Концентрации фенола 100 и 250 мг/л в вегетационных опытах не оказывают существенного влияния на тростник в течение 30 дней. Концентрации фенола 2500, 500 и 750 мг/л тормозят рост, изменяют водный режим, увеличивают количество связанной, уменьшают содержание свободной воды и интенсивность транспирации в листьях (табл. 55). Увеличение концентраций фенола снижает содержание фотосинтетических пигментов (табл. 56).

Считают, что высшие водные растения (элодея канадская, многокоренник обыкновенный, манник большой) не способны активно разрушать или потреблять фенолы [104]. В экспериментах обнаружена незначительная скорость распада фенолов в природной воде. Различная скорость разрушения фенола, по-видимому, зависит от численности фенолразрушающих бактерий. Распад фенолов в природных субстратах также происходит за счет деятельности микроорганизмов, 138

Таблица 55. Фракционный состав воды и интенсивность транспирации в листьях тростника под влиянием фенола

Токсическое соединение	Концентрация, мг/л	Общее содержание воды		Свободная вода		Связанная вода		Интенсивность транспирации	
		%		%		%		г/м ² · ч	
		%	% контроля	%	% контроля	%	% контроля	%	% контроля
Фенол	250	53,8	90,9	6,2	31,8	47,6	120,0	381,9	71,3
	500	57,0	96,3	5,7	29,2	51,3	129,2	385,9	72,1
	750	58,5	98,8	1,2	6,2	57,3	144,3	263,8	49,3
Контроль	—	59,2	100,0	19,5	100	39,7	100,0	535,4	100,0

Таблица 56. Содержание пигментов у тростника обыкновенного, рогоза узколистного и рдеста пронзеннолистного (мг % сухой массы)

Токсическое соединение	Концентрация, мг/л	Тростник				Рогоз				Рдест			
		Хлорофилл а		Хлорофилл в		Хлорофилл а		Хлорофилл в		Хлорофилл а		Хлорофилл в	
		Хлорофилл а	а/в	Хлорофилл а	а/в	Хлорофилл а	а/в	Хлорофилл а	а/в	Хлорофилл а	а/в	Хлорофилл а	а/в
Фенол	250	148,5	38,0	3,9	68,3	68,9	7,0	9,9	24,2	39,8	14,4	2,8	24,3
	500	142	22,5	6,4	66,1	25,6	2,7	9,4	25,5	34,8	18,7	1,9	17,8
	750	96,5	11,4	8,4	59,0	22,3	—	—	22,7	24,2	15,0	1,6	9,4
Контроль	—	165,1	53,1	3,1	72,3	97,2	18,1	5,4	41,2	48,8	19,6	2,8	31,9

способных их разрушать [12]. По некоторым наблюдениям фенолразрушающие бактерии в ризосфере тростника более многочисленны, чем в грунтах.

В присутствии элодеи, урути и роголистника концентрация фенолов в воде уменьшается быстрее, чем в опыте без растений. Значения констант скоростей деструкции пирокатехина, гидрохинона, монофенола и гваякола у этих растений близки, но значительно превосходят таковые при аутоокислении. Эти факты указывают на центричность механизмов превращения фенолов в присутствии высших водных растений. В большинстве случаев происходит изменение окраски растворов, что свидетельствует об окислительных превращениях фенолов наряду с поглощением. Предположили, что детоксикация происходит преимущественно за счет поглощения [241]. Элодея способна поглощать и подвергать окислительным превращениям фенольные соединения. В эксперименте использовали 1-C^{14} фенол в концентрации 10^{-5} М с радиоактивностью $1\text{--}10$ мк Ки/л. Расчет баланса фенола по количеству радиоуглерода, ушедшего из раствора и накопившегося в тканях, показывает, что основная масса фенола подвергается метаболизму и выделяется в атмосферу в виде конечного метаболита C^{14}O_2 . Лишь 30 % радиоуглерода накапливается в растениях. Таким образом, основная масса 1-C^{14} фенола под действием элодеи подвергается метаболизму и переходит в газообразную фазу [238].

Водные растения (элодея и валлиснерия) значительно ускоряют распад о-бензохинонов за счет взаимодействия компонентов растительных клеток с хинонами, в частности с их сульфгидрильными группами. Как известно, хиноны в промышленных стоках занимают особое место благодаря более высокой биологической активности, чем у исходных фенолов и продуктов дальнейшего их разрушения [234].

При изучении кинетики и механизма трансформации ароматических аминов элодеей показано, что она способна утилизировать ароматические амины, в частности, бензидин [85].

В последние годы появились также работы, посвященные детоксикации метиламина элодеей, роголистником и урутью. Максимальный эффект при использовании элодеи составляет 96–98 % на 5-е сутки. Роголистник и уруть на 5-е сутки снижают содержание метиламина в растворе на 80–90 % [137].

При исследовании извлечения ряской, рдестами, элодеей, роголистником цианидов из водных растворов установлено, что элиминирование достигает максимального значения при концентрации цианида 50–100 мг/л, биомассе растений 2–7 мг/л, температуре $10\text{--}15^\circ\text{C}$, pH среды 6,5–8,5, времени контакта растение – токсикант 1–5 сут [239]. Роль высших водных растений в утилизации ксенобиотиков (загрязняющих веществ неприродных, синтетических соединений) состоит в том, что они способны не только поглощать и метаболизировать загрязняющие вещества, но и изменять в процессе жизнедеятельности

абиотические условия среды, в частности, в процессе фотосинтеза изменять pH от 7,0 до 9,5. Изменение pH может способствовать удалению из воды легколетучих, чувствительных к кислотности среды цианидов. У некоторых видов имеются системы детоксикации этих веществ. Доказано, что основное значение в окислительной деструкции ксенобиотиков имеют фенолоокисляющие ферменты (у элодеи – пероксидаза) [240].

При изучении закономерностей биотрансформации водными макрофитами (элодея канадской, роголистника, урути муточатой) бензола, фенолов, ароматических и алифатических аминов, цианида, бенз(а)-пирена выявлена зависимость скорости биотрансформации от температуры, биомассы растений, концентрации токсиканта, времени взаимодействия. В качестве компонента гидробиоценоза элодея канадская рекомендована для очистки вод от бензола, фенолов, ароматических аминов [240, 241].

Тяжелые металлы. Высшие водные растения накапливают в большом количестве тяжелые металлы (Hg, Pb, Cu, Cd, Ni, Co, Sn, Mn, As, Fe, Zn, Cr). Их концентрация в растительных тканях может в сотни (Fe), тысячи (Hg, Cu, Cd, Co) и даже сотни тысяч раз (Zn, Mn) превышать их содержание в воде. Повышенное содержание тяжелых металлов в водоемах обусловлено геохимическими особенностями региона или внесением их с промышленными стоками. Малые концентрации некоторых из упомянутых элементов имеют большое значение в метаболизме растений – их питании, дыхании, размножении. Увеличение концентраций тяжелых металлов, в том числе и относящихся к микроэлементам, становится опасным для гидробионтов.

Биогенная миграция микроэлементов относится к числу важных факторов, оказывающих значительное влияние на их содержание в природных водах. У различных микроэлементов способность к аккумуляции в высших водных растениях неодинакова, т.е. различный коэффициент биологического накопления. Его величина для свободноплавающих растений составляет: Fe – 1700, Mn – 9000, Zn – 1160, Cu – 414, Cr – 210. В нисходящем ряду они располагаются следующим образом: $\text{Mn} > \text{Fe} > \text{Zn} > \text{Cu} > \text{Cr}$. Высокая степень поглощения свободноплавающими плейстофитами микроэлементов способствует удалению их из воды. Однако жизненный цикл большинства свободноплавающих растений очень короток, и после их гибели и разложения химические элементы частично вновь переходят в воду, а частично накапливаются в донных отложениях. Установлено, что поглощение Mn и Cu высшими водными растениями и аккумуляция в донных отложениях имеют огромное значение в процессе извлечения их из воды [79]. Помимо биогенного накопления осаждение Cu, Fe и Zn в значительной степени обусловлено выпадением Fe в виде гидроокиси и сорбцией Zn тонкодисперсными взвешенными частицами [251].

По сравнению с наземными растениями водные макрофиты поглощают больше Cu, особенно элодея канадская, некоторые виды рдестов,

стрелолист, болотник, а также тростник обыкновенный. Zn особенно интенсивно накапливают погруженные растения. Максимальное — у рдестов и болотника канадского. Погруженные растения содержат Mo значительно больше, чем растения с плавающими листьями. Максимальное количество — у рдеста длиннейшего, роголистника погруженного, гиацинта водяного. Br сильнее всего поглощают уруть, рдест и ряска. Интенсивно поглощаются водными макрофитами Fe. Pb активно накапливается в корнях и ризоидах, а Cd поглощается как корнями, так и листьями. Hg интенсивно поглощается водными макрофитами и аккумулируется, главным образом, в подземных частях. Концентрация As в растениях колеблется, но она незначительна. Поглощение металлов укореняющимися макрофитами определяется их содержанием в осадках, а неукореняющимися — концентрацией в воде. Скорость поглощения металлов у погруженных растений больше, чем у растений с плавающими листьями. Аккумуляция тяжелых металлов и других неорганических токсиантов определяется не столько их общей концентрацией в биотопе, сколько доступностью для растений, которая зависит от pH среды [290].

Гелофиты накапливают от 62,0 до 580 мг Cu (на 100 г золь растении), а также значительное количество Zn, Pb и другие химические элементы, что в 10–15 раз превышает содержание этих веществ в донных отложениях [99]. Полностью погруженное растение — уруть колосовая и уруть желтая листьями поглощают из внешней среды ^{210}Pb . Коэффициент накопления этого элемента в листьях в 3–9 раз больше, чем в стеблях. Накопление ^{210}Pb урутью зависит от концентрации Ca в водной среде и от количества Ca в самих растениях [134].

Поглощение ^{86}Pb ряской малой в стерильной культуре также зависит от наличия Ca в растворе. При низких концентрациях ^{86}Pb его поглощение зависит от Ca по закону Ома, при высоких — концентрация самого ^{86}Pb значения не имеет, а Ca выступает в качестве электрокинетического регулятора [281]. Введение в раствор K снижает поступление Pb в ряску, и наоборот, Pb препятствует поступлению K, что свидетельствует о наличии общего для них кинетического механизма поглощения катионов. В целом K поглощается более активно, чем Pb [280].

При изучении поглощения меченого железа гидриллой предположили, что подавляющая часть восстановленной подвижной формы Fe при поступлении в растительную клетку окисляется, превращаясь в неподвижную форму. В условиях, предотвращающих окисление Fe (изменение pH), он активно поступает в побеги [371]. В целом погруженные высшие водные растения накапливают больше тяжелых металлов (Cu, Zn, Fe, Fe), чем растения с плавающими листьями [391].

Тяжелые металлы, поглощаемые высшими водными растениями, оказывают различное влияние, которое зависит от их свойств и концентрации. Концентрация Mn и Cu, равная 16 мг/л, угнетает формиро-

вание хлоропластов и накопление пигментов у рдеста и ряска [353]. Структурные повреждения хлоропластов в листьях элодеи, вызванные метилртутью (концентрация 0,15 мг/л), выражаются в разрушении поверхностных мембран и их внутренних структур. При этом мембраны хлоропластов оказались более чувствительны, чем другие внутриклеточные структуры [353].

Растворимая медь и ионы металлов (Ag, Hg, As, Cd, Zn, Pb, Ni) оказывают токсическое воздействие на элодею канадскую. Концентрация Cu, вызывающая угнетение фотосинтеза на 50 %, равна 0,15, а на 90 % — 0,46 мг/л. Ионы Ag, Hg, Cu и As ингибируют фотосинтез и оказывают влияние на общее состояние водных растений в концентрациях в 10 раз меньших, чем Cd, Zn, Pb. Слабо подавляет фотосинтез Ni, но весьма активно — общее состояние [369]. При изучении фитотоксического действия Zn, Cd и Cu на элодею канадскую обнаружили, что сильнее воздействуют комбинации этих металлов, чем каждый в отдельности. Самые малые цитотоксические концентрации оказались ниже известных до сих пор цитотоксических концентраций этих металлов [372].

Гидатофиты (элодея) и гелофиты (болотник) накапливают большее количество металлов, чем свободноплавающие плейстофиты (ряска, многокоренник). Длительное воздействие (до 73 дней) субтоксических концентраций Zn, Pb, Cd не влияет на жизнеспособность и скорость роста упомянутых растений. Различные виды элодеи очень чувствительны к Cu [401]. При концентрации 39,4 мг/л (контроль 25 мг/л) сернокислая медь очень токсична для ряска. Это проявляется в хлоротичности растений, уменьшении их размеров, ингибировании фотосинтетического CO_2 из воды (на 97 %), угнетении гетеротрофного поглощения глюкозы в темноте (на 84 %), снижении содержания хлорофилла *a* (на 64 %), усилении фотореспираторного высвобождения CO_2 в 10 раз, а органического C на свету — в 7,5 раза. Высказано предположение о том, что усиленная потеря органического вещества на свету отражает потерю ассимилятов. Одной из причин этого является нарушение целостности мембран клеток и органоидов [314]. Комбинация меди и эндотала увеличивает включение Cu и снижение содержания P в урути бразильской в результате изменения проницаемости мембран или энергетических процессов, участвующих в аккумуляции элементов.

Полное угнетение дыхания происходит при определенной концентрации тяжелых металлов [355]. HgCl_2 в концентрации 10^{-3} М, $\text{P}(\text{CH}_3\text{COO})_2$ — 10^{-2} для валлиснерии и гидриллы и 10^{-3} М для рдеста, CdCl_2 — 10^{-3} для рдеста и 10^{-4} М для валлиснерии и гидриллы; CuSO_4 — 10^{-2} для гидриллы, 10^{-4} для рдеста, 10^{-5} М для валлиснерии. Все металлы снижают содержание хлорофилла на 10–60 %, РНК — на 10–40, общего белка — на 12–70, сухой массы — на 9–40 %, увеличивают количество свободных аминокислот на 23–58 % и проницаемость

протоплазмы — на 10–23 %. Возрастает активность протеаз (на 2–41 %) и РНК-аз (на 2–200 %), кислой фосфатазы у гидриллы и рдеста (на 2–50 %), а у валлиснерии — уменьшается на 7–25 %, снижается также активность щелочной фосфатазы (на 4–27 %), отношение кислой к щелочной фосфатазе возрастает у всех растений (на 3–56 %). На основании этих данных пришли к выводу, что гидрилла муточатая более устойчива к тяжелым металлам (Hg, Cd, Cu), чем валлиснерия спиральная и рдест гребенчатый.

Ряска малая и стрелолист значительно более устойчивы к мышьяку, чем наземные растения (кукуруза, томат, горох, огурец), так как обладают метаболическими механизмами обезвреживания токсических соединений As [355].

Основные типы реакций растений на присутствие тяжелых металлов в зоне корней рассмотрены в обзоре [291]. По характеру накопления и распределения металлов в зависимости от содержания их в почве растения разделены на 3 основные группы. "Накопители" характеризуются повышенным содержанием металлов в органах независимо от концентрации последних в почве. У "исключителей" концентрация данного металла в надземной части поддерживается на постоянно низком уровне независимо от внешних концентраций (вплоть до критических, выше которых нарушаются механизмы, препятствующие проникновению металлов в растение). Промежуточное положение занимают "индикаторы", у которых поглощение и транспорт металлов в надземную часть пропорциональны их концентрации в почве. Предполагается, что механизмы устойчивости растений к токсичности отдельных тяжелых металлов действуют независимо один от другого. Для растений характерно наличие активной "внутренней" детоксикации ионов металлов, различия касаются места, где происходит обезвреживание: у "накопителей" оно осуществляется, главным образом, в надземной части, а у "исключителей" — в корнях. Представители этих растений могут обладать также механизмами "внешней" детоксикации.

Радиоактивные элементы. Высшие водные растения способны концентрировать радиоактивные вещества. Характеристикой интенсивности процесса является коэффициент биологического накопления (КН), который показывает, во сколько раз концентрация радионуклида в растительных тканях превышает его содержание во внешней среде.

У гидрофитов величина КН в значительной мере зависит от видовой специфики растений. Так, у урути колосистой КН ^{90}Sr составляет 445, пузырчатки обыкновенной — 665, ряски трехбороздчатой — 315, рдеста плавающего — 333, рдеста пронзеннолистного — 410, элодеи канадской — 892, водокраса обыкновенного — 1211 [180].

У некоторых водных макрофитов Среднего Урала концентрация ^{90}Sr и ^{137}Cs в растениях на 2–3 порядка выше, чем в воде. При этом КН ^{137}Cs , как правило, выше, чем ^{90}Sr [131]. Роголистник темнозеле-

ный и элодея, имеющие коэффициенты накопления ^{60}Co соответственно 33 500 и 215 000, рекомендованы в качестве биоиндикаторов в водоемах, загрязненных радиоактивным кобальтом [244].

Накопление радионуклидов высшими водными растениями зависит от сезонов. Самый низкий коэффициент накопления ^{60}Co у элодеи канадской (500–700) летом (июль — август). Осенью его величина возрастает, в середине зимы (в январе) — достигает наиболее высоких значений (3 500–4 000), а весной резко снижается. Причиной сезонного изменения накопления ^{60}Co могут быть различия в физиологическом состоянии растений и сезонные колебания гидрохимического режима водоема [21].

Процесс накопления радионуклидов в пресноводных растениях можно описать с помощью трехкомпонентной экспоненциальной модели [182]. Она предполагает 3 формы нахождения радионуклидов в растениях: сорбированная — на поверхности растений, обменный и необменный фонды — внутри организма [179]. При концентрации 10^{-7} – 10^{-10} К радиоактивного Sr в течение 3 сут экспозиции коэффициент накопления у многокоренника обыкновенного составляет 2457–3967. При этом установлено, что значение КН почти не зависит от концентрации изотопа в растворе. Значит, аккумуляция стронция водными растениями идет в основном по законам сорбции [3].

С повышением концентрации урана КН его снижается, хотя абсолютное содержание элемента в растении возрастает. При концентрации урана в воде свыше 0,1 мг/л снижение КН объясняют эффектом насыщения и токсическим действием этого тяжелого металла на растения. При концентрации урана в воде 1 мг/л к концу опыта происходит частичное пожелтение, а при 10 и 100 мг/л — гибель элодеи. Естественное содержание урана в озерной воде, где производились опыты, составляет всего лишь 0,006 мг/л. У тория КН значительно выше, чем у урана. При малых концентрациях элемента в воде ($0,01$ — $1,0 \cdot 10^{-10}$ кюри/л) КН радия постоянен. С увеличением концентрации КН заметно снижается. Показано, что при высоких концентрациях U, Th, Ra в воде роль растений в поглощении радиоактивных элементов снижается, а детрита и мелких взвесей, оседающих на дне, возрастает [78].

Сорбция радионуклидов зависит от уровня pH водной среды. С увеличением pH от 6 до 10 поглощение ^{90}Sr роголистником и грунтами в водоеме возрастает [258]. Одной из причин возрастания КН ^{90}Sr в растениях при подщелачивании среды является увеличение количества карбонатного осадка на поверхности растений. Концентрация ^{90}Sr в карбонатном осадке значительно превышает таковую в тканях исследуемых растений. Другой причиной может быть смещение внутриклеточных значений pH при соответствующем изменении pH внешнего раствора. Кроме того, более или менее длительное подкисление или подщелачивание среды может изменить природу и сорбционные свойства клеточной поверхности растений. Зависимость КН ^{90}Sr от pH

четко проявляется на грунтах, богатых органическим веществом (торфянистых и сапропеле) и практически отсутствует в песке, в котором содержание органического вещества ничтожно мало. Сходство кривых, характеризующих накопление ^{90}Sr растениями и грунтами в зависимости от pH среды, косвенным образом свидетельствует о том, что механизм влияния pH на процессы поглощения ^{90}Sr в обоих случаях общий. Наиболее вероятно, что он связан с изменением в равновесии карбонатно — бикарбонатной системы, регулирующей распределение вещества между растениями, грунтом и водой.

В отличие от ^{90}Sr и ^{137}Cs ^{59}Fe и ^{60}Co относятся к элементам, которые в растворе образуют коллоидные формы. При изменении реакции среды от кислой до нейтральной поглощение ^{59}Fe в концентрации 10^{-5} М растениями и грунтами снижается, что свидетельствует об образовании в этих условиях миграционноспособных форм элемента, сохраняющих подвижность в широком диапазоне pH. При очень щелочной среде (pH 9–10) наблюдается тенденция к повышению сорбции радионуклида растениями и грунтами. При концентрации 10^{-5} М ^{60}Co в кислой и нейтральной средах находится в ионной форме. Поглощение роголистником и торфянистым грунтом практически не зависит от pH, а поглощение песчаным грунтом уменьшается при подкислении среды. В первом случае это объясняется растворением карбонатного грунта под влиянием кислоты, во втором — десорбирующим действием водородных ионов. В области щелочных значений pH поглощение радионуклида растениями и грунтами в большинстве случаев снижается, что связано с образованием подвижных гидролизных форм элемента [258].

Помимо pH среды на накопление ^{90}Sr , ^{137}Cs и ^{144}Ce у ряски, роголистника, элодеи оказывает влияние внешнее их облучение γ -лучами в дозах 2,5 Кр (стимулирует рост), 10 и 32 кр (угнетает рост). Предварительное облучение оказало незначительное влияние на КН ^{90}Sr , немного снижая его только у ряски. У всех трех видов растений с повышением дозы облучения КН ^{137}Cs резко снизился, а КН ^{144}Ce слегка повысился [119].

Исследования, проведенные в условиях подогретых вод Белоярского водохранилища, показали, что накопление ^{60}Co высшими водными растениями (элодеи канадской, роголистником погруженным) при повышении температуры с 12 до 28 °С увеличивается в 4–5 раз. Однако влияние температуры на накопление ^{90}Sr , ^{137}Cs четко выражено лишь в эксперименте и мало проявляется в природных условиях [245].

В ассоциации растений (уруть колосистая, элодея канадская и кладофора) установлено постоянство попарного отношения функций накопления ^{90}Sr , получившее название *ли*-индекса накопления. Его можно выразить как отношение функций накопления радионуклида в од-

ном виде растения K_1 к другому виду растения K_2 : $\pi = \frac{K_1^a}{K_2^b} \sim \text{const}$ или $\frac{K_1^a}{K_2^b} = \pi = 1,88$, где a , b , a и b — постоянные величины, причем второе

соотношение более известно [180]. Формула справедлива, если соблюдается единство экологических факторов. Практически это указывает на необходимость одновременного отбора проб воды и растений из одного и того же участка водоема. Высказана гипотеза о том, что в конкретный момент вегетационного развития макрофитов в одинаковых экологических условиях соотношение функции накопления растениями ^{90}Sr и ^{137}Cs из окружающей среды характеризуется определенным постоянством [181].

Исследование кинетики обмена между элодеей и водной средой позволило прийти к выводу, что при малых экспозициях растений в радиоактивном растворе (от 5 мин до 5 ч) из элодеи в водную среду за время опыта переходит 90 % ^{90}Sr при 400-часовой экспозиции — 56 %. Переход ^{90}Sr в более прочно закрепленную форму в растении начинается после 5-часовой экспозиции растений в изотопсодержащей воде [262]. Накопление ^{90}Sr пресноводными растениями в опыте и природных условиях сходно.

Интенсивно накапливают ^{90}Sr водные растения, которые в процессе фотосинтеза откладывают на своей поверхности углекислый кальций. При этом в отделенном от растения (рдест) карбонате кальция содержится в 7–20 раз больше радиоактивного стронция, чем в самих тканях [120]. Кроме того, в процессе перехода ^{90}Sr и Ca в карбонатный осадок происходит снижение содержания ^{90}Sr по сравнению с Ca . Коэффициент дискриминации при этом составляет 0,3 [114].

Аккумуляция стабильного Sr и связанного с ним долгоживущего радиоизотопа ^{90}Sr тростником обыкновенным и камышом озерным происходит не только при жизни растений, но и в отмершем состоянии [120]. Содержание ^{90}Sr в тканях живых растений колеблется в широких пределах: от 2 до 31 пКи/г (при содержании его в воде озер от 1,6 до 4 пКи/л). В золе сухих остатков тростника обыкновенного, анализируемого через год после весенней вегетации, обнаружено 100 % Sr и 60 % ^{90}Sr , а в сухих остатках камыша озерного — 109 % Sr от содержания соответствующих элементов в растениях, собранных осенью предыдущего года. Очевидно, на остатках камыша, находящихся в основном под водой, дополнительно адсорбируются оба изотопа.

В полевых условиях в Латвии получены данные о накоплении радиоактивного стронция водными растениями в водоемах различного типа. Самая высокая концентрация изотопа — в растениях дистрофного озера, накапливающих ^{90}Sr в среднем в 4,4 раза больше, чем в мезотрофном и евтрофном озерах. Наибольшее количество изотопа аккумулируют погруженные растения, далее — виды с плавающими листьями и наименьшее — воздушно-водные [120]. Более высокое содержа-

ние ^{90}Sr в пресноводных растениях (телорез, рдест) мезо-дистрофного озера, чем олиго-мезотрофного на Урале [129]. Кроме того, гидрофиты накапливают ^{137}Cs в мезо-дистрофном озере в 7 раз больше, чем в олиго-мезотрофном. На этот процесс влияют низкие концентрации в воде элементов-аналогов.

Тепловое загрязнение. В связи с увеличением строительства тепловых и атомных электростанций и прогрессирующим сбросом подогретых вод в естественные и вновь сооружаемые водоемы, в литературе появилось много работ, в которых характеризуется влияние поступающего дополнительного тепла на экосистемы в целом и на отдельные гидробионты. Исследования показали, что почти повсеместно в 80 % водохранилищ-охладителей страны встречается тростник. Для зоны подогрева обычной становится валлиснерия спиральная. В растительном покрове всех водохранилищ-охладителей преобладают формации погруженных и надводных макрофитов. Формации растений с плавающими листьями и плавающих растений не характерны для их основных плесов. Подогрев изменяет жизненные циклы растений. На основном составе флоры и доминантных видах подогрев отражается мало, но способствует появлению термофильных видов. Смена доминантов происходит только при коренных изменениях природы водоемов, как, например, в Змиевском водоеме-охладителе [82].

Резкое увеличение температуры воды (летом до $33-35^\circ\text{C}$) в Кучурганском лимане, используемом для охлаждения конденсаторов турбин Молдавской ГРЭС, приводит к полному исчезновению таких видов, как водяной орех плавающий, кубышка желтая, элодея канадская, рдест разнолистный, а также к резкому сокращению площади зарослей кувшинки белой, телореза обыкновенного [263]. Однако повышенный температурный режим водоема создает благоприятные условия для массового развития рдеста пронзеннолистного, валлиснерии спиральной, урути колосистой.

Постоянно повышенная температура воды (до $28-30^\circ\text{C}$) стимулирует процессы вегетативного роста и фотосинтетического усвоения CO_2 , но при этом биомасса растений уменьшается из-за интенсивного ночного дыхания. При длине дня 13–14 ч у погруженных растений (элодеи канадской) наивысшая продуктивность фотосинтеза — при постоянной температуре 23°C [18]. Под влиянием теплых вод Конаковской ГРЭС в Мошковичском заливе Ивановского водохранилища сдвигаются фазы вегетации большинства растений (рогоза широколистного, сусака зонтичного, манника большого, рдеста блестящего, тростника обыкновенного, камыша озерного). В заливе гидрофиты начинают вегетировать в среднем на месяц раньше, чем на других участках водохранилища [67].

Существуют различные мнения о развитии высших водных растений в сбросных термальных водах ГРЭС. Одни исследователи полагают, что повышение температуры воды способствует расширению границ

зарастания и проникновению растений в более глубоководные участки водоемов, другие считают, что подогрев воды не оказывает заметного влияния на изменение границ зарастания водоемов. Экспериментально найдены пороги первичной теплоустойчивости 13 видов макрофитов. Различия пороговых температур в среднем невелики:

	$^\circ\text{C}$
Болотник	38,0
Роголистник погруженный	43,0
Элодея канадская	40,0
Водокрас обыкновенный	44,0
Ряска малая	41,5
Уруть колосистая	39,0
Кувшинка чистоцветная	38,5
Горец земноводный	42,0
Рдест блестящий	39,5
Рдест гребенчатый	39,0
Рдест пронзеннолистный	39,5
Рдест разнолистный	42,0
Стрелолист стрелолистный	41,0

Пороги теплоустойчивости водных сосудистых растений значительно выше реальных температур, наблюдаемых в водохранилищах-охладителях. Поэтому повреждающее действие сбросных подогретых вод ГРЭС на высшие водные растения маловероятно [18].

Сочетание полученных данных с полевыми наблюдениями за пределами распространения высших водных растений в подогреваемых и непогреваемых зонах Ивановского, Новотроицкого водохранилищ, в водоемах с естественно повышенным температурным режимом на Кубе, а также использование литературных данных о зарастании водохранилищ-охладителей и различных естественных водоемов СССР позволило сделать вывод о том, что подогрев воды ограничивает зарастание водохранилищ-охладителей, уменьшая предельную глубину распространения погруженных укореняющихся растений [18].

Отрицательное влияние подогретых вод на большинство видов высших водных растений, особенно на сообщества растений с плавающими листьями, зарегистрировано в водоеме-охладителе Литовской ГРЭС. Однако такие формации как *Myriophylleta spicati* и *Ceratophylleta demersi*, а также *Potamogetoneta perfoliati* лучше развиваются и образуют более крупные массивы в подогреваемой зоне [135].

6.7. БИОМОНИТОРИНГ И ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ

Одним из самых актуальных и современных вопросов в проблеме охраны окружающей среды является разработка научных основ мониторинга состояния биосферы. Ю.А. Изразль [71] трактует термин "мониторинг" как систему наблюдений за антропогенными изменениями в при-

роде, а также обоснование путей и методов научного обобщения получаемых данных.

Мониторинг в широком смысле (или экологический мониторинг) определяется как комплексная система наблюдений, оценки и прогноза изменений состояния экосистем под влиянием антропогенных воздействий [167]. Ведущее место среди всех видов мониторинга (физического, химического, геолого-геоморфологического, биологического, почвенного, гео(эко)системного) занимает биомониторинг. Биомониторинг — это определение состояния живых систем на всех уровнях организации и изучение их отклика на загрязнение среды. Теоретической основой биомониторинга является учение академика В.И.Вернадского о биосфере.

Биологический контроль природных вод ведется в двух направлениях — в экологическом и физиологическом. Среди критериев, позволяющих оценить степень и характер изменений качества водной среды, он считается наиболее универсальным [400].

К числу первоочередных задач, стоящих перед гидробиологией, относится совершенствование методики биомониторинга пресных и морских вод [68]. Очень важным является определение чувствительных индикаторных видов и биоценозов, которые открыли бы возможность ранней "диагностики" отклонений от нормы в жизни водоемов. Самые ранние признаки биологических изменений в водоеме можно обнаружить путем систематических наблюдений за состоянием его контурных сообществ (населяющих периферические биотопы пресных вод, моря и расположенные в пограничных со смежными средами зонах). Заметно возрос интерес к биоиндикации полноценности воды, к организации гидробиологического мониторинга и изучению закономерностей экологической трансформации загрязняющих веществ, т.е. способности гидробионтов накапливать или метаболизировать загрязнения. Признана необходимость разработки теоретических основ для развития инженерной гидробиологии.

Контроль последствий загрязнений по гидробиологическим показателям приоритетен, поскольку обеспечивает возможность прямой оценки состояния водных экосистем, испытывающих вредное влияние антропогенных факторов. Он необходим для выяснения долгосрочных изменений в водных экосистемах, обеспечения народнохозяйственных организаций информацией о качестве воды, состоянии биоценозов и об эффективности водоохранных мероприятий, создания унифицированной системы гидробиологических показателей, оценки загрязнения водных экосистем. Кроме того, он имеет преимущество перед контролем по показателям водной токсикологии, так как последняя позволяет оценить состояние водных экосистем посредством экспериментов с отдельными тест-объектами, при которых в полной мере не могут быть учтены типы контролируемых водных объектов и их гидробиологические режимы.

Наиболее существенный недостаток комплекса гидробиологических наблюдений — их большая трудоемкость. В связи с этим к ним предъявляются жесткие требования: малая трудоемкость, обеспечивающая возможность получения экспресс-информации, адекватность оценки качества воды, хорошая воспроизводимость результатов при их получении различными операторами [1].

Главной целью контроля качества воды можно считать определение скорости процессов самоочищения водоемов, способных поддерживать сообщества в состоянии динамического равновесия без изменения целостности экосистемы [90]. При выборе критериев оценки качества воды при разработке экспресс-методов должны учитываться и общие экологические требования. В качестве видов-индикаторов целесообразно исследовать наиболее массовые, легко учитываемые виды и вести поиск видов, наиболее остро реагирующих на изменение среды обитания. В настоящее время предложены разные методы оценки качества воды по биологическим показателям: 1 — по индикаторным организмам, 2 — структуре сообществ, 3 — по функциональным показателям активности биологических процессов.

Биоиндикация базируется на чувствительности водных растений и животных к изменениям среды. Методы биоиндикации имеют практический смысл при осуществлении природоохранных мер во многих странах, поэтому необходима их международная стандартизация [320]. В последнее десятилетие появились работы, позволяющие считать различные водные макрофиты и водные фитоценозы возможными индикаторами качества воды [333, 348]. Выделены индикаторные виды макрофитов ацидо-, дис-, олиго-, мезо- и евтрофных водоемов Карелии, позволяющие определить статус водоемов при их визуальном обследовании. Приведен список индикаторных видов для водоемов различной трофности в Карелии [215]. Одним из наиболее чувствительных растений к тяжелым металлам и другим водным загрязнениям признана ряска.

Смена ассоциаций *Ranunculo — Sietum — erecti — Stigeoclonium tenuis* в малых реках и *Potametum perfoliati — cordato — lanceolati* и *Sparganio — Potametum pectinati interrupti* в крупных связана с загрязнением воды [316]. Этот процесс может служить биоиндикатором степени загрязнения.

Тест-организмами на загрязнения могут быть погруженные водные растения (рдест курчавый, рдест блестящий, элодея канадская, водяной лютик). Пороговые концентрации для них составляют, мг/л: N — NH_4 — 5, B — 1, Cl — 50, крезол — 0,22, P — PO_4 — 1 [356].

Свойство генеративных органов стрелолиста адекватно реагировать на внешние условия позволяет использовать его в качестве индикатора экологического состояния водоема. В верховьях рек, малонаселенных и поэтому экологически чистых местах наблюдается максимальное разнообразие половых типов соцветий, а по мере загрязнения

воды соцветия упрощаются, нередко появляются даже обоеполые цветки [56].

Высшие водные растения могут служить мониторами загрязнений. Определение свинца в гербарных и лекарственных сборах кубышки желтой с 1913–1915 гг. показало неравномерный рост его содержания в периоды с 1913–1915 гг. по 1939 г., с 1939 г. по 1947 г. и с 1947 г. по 1977–1980 гг. Максимальное увеличение содержания свинца 1939–1941 гг., вероятно, связано с военными действиями в изучаемом регионе [163]. В наших исследованиях в качестве тест-функции мы также выбрали аккумуляционную способность гидрофитов по отношению к загрязнению водоемов тяжелыми металлами и некоторыми хлорорганическими пестицидами. Работы проводили в устьевых областях трех крупнейших европейских рек — Дунае, Днепре, Днестре [228]. Всего исследовано 26 видов высших водных растений, которые периодически отбирали в течение вегетационного сезона. В растениях и их отдельных органах определяли содержание тяжелых металлов (Cu, Zn, Mn, Mg, Fe, Ni, Pb) и остаточные количества хлорорганических пестицидов — ДДТ и γ -ГХЦГ. Наибольшее количество меди и цинка аккумулируют свободноплавающие на поверхности воды растения, а марганец, железо, никель и свинец — растения, свободноплавающие в толще воды, т.е. растения, жизнедеятельность которых в наибольшей степени связана с водной средой. Высокие концентрации этих металлов обнаружены и в подземных органах земноводных растений. При этом уровень накопления металлов листьями земноводных растений, отобранных в различных местах их произрастания, различается незначительно, в то время как содержание многих из этих металлов в корнях превышает концентрацию в листьях в 10 и даже 100 раз и отражает их концентрацию в донных отложениях. Растения полностью погруженные и укореняющиеся в грунте аккумулируют тяжелые металлы в меньших концентрациях. По сравнению со свободноплавающими растениями и корнями земноводных растений полностью погруженные укореняющиеся в грунте гидрофиты аккумулируют тяжелые металлы в меньших концентрациях. Что же касается уровня накопления ДДТ и γ -ГХЦГ, то он был также наиболее высоким у свободноплавающих в толще и на поверхности воды и у подземных органов земноводных растений. Таким образом, установлено, что из высших водных растений различных экологических типов наиболее выраженными мониторами являются растения, свободноплавающие в толще и на поверхности воды, а у водных злаков (тростника, манника) — их придаточные водные корни. Уровень накопления химических элементов и веществ корневой системой земноводных растений и, в частности, их придаточными корнями отражает степень загрязнения донных отложений.

Для контроля за качеством воды используют и такие показатели функциональной активности высших водных растений (фотосинтез, дыхание, транспирация, регистрация электрических потенциалов), ко-

торые могут дать экспресс-информацию о ее состоянии. Электрометрический метод регистрации скорости движения воды по рогозу узколиственному дает возможность определить функциональное состояние растений, которое может быть индикатором токсических загрязнений водной среды. Использование высокочувствительного метода регистрации биоэлектрических потенциалов у высших водных растений при культивировании их на разном фоне содержания ДДТ, гексахлорана, динитрофенола, монооксидной кислоты, диурона показало, что фотоэлектрическую реакцию зеленых листьев можно использовать в качестве тест-функции для определения качества воды [140, 141].

6.8. ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ — МОЩНЫЙ ФАКТОР САМООЧИЩЕНИЯ ВОДОЕМОВ

Воздействие растений на качество воды определяется количеством продуцируемой ими фитомассы в водоеме, степенью зарастания акватории, видовым составом зарослей, а также жизнедеятельностью микро- и макроорганизмов, населяющих заросли.

При поступлении в водоем аллохтонных веществ прибрежные заросли земноводных растений служат своеобразным механическим барьером [91]. В результате прохождения воды через заросли увеличивается ее прозрачность. При замедлении течения в зарослях взвешенные вещества минеральной природы осаждаются на дно и поверхность растений, образуя с покрывающей их слизью органо-минеральное скопление. Количество осажденных веществ зависит от площади поверхности растений, их ослизненности, а также от качественного состава стока. При такой фильтрации осуществляется не только механическое осаждение органических и минеральных взвесей, но и их частичная переработка сообществами микроперифитона с последующим включением продуктов минерализации в процессы метаболизма самих растений.

Заросли высших водных растений выполняют не только функцию механической фильтрации, но и активно влияют на гидрохимический режим в водоеме (рис. 40).

Кроме того, гело- и укореняющиеся плейстофиты улучшают газовый режим болотных и затопленных водой почв. Воздух через устьица листьев поступает в паренхиму, а затем в систему полостей хорошо развитой аэренхимы. По аэренхиме воздух и кислород, образующиеся в самих растительных тканях в процессе фотосинтеза, проникают в подземные органы, достигая кончиков корней [377]. Парциальное давление газов внутри корневищ выдавливает воздух через корни в

окружающую среду. В обогащенной кислородом среде вокруг тонких корешков растений активно развиваются ризосферные микроорганизмы, способствующие процессам аэробной деструкции органических остатков, скопившихся в донных отложениях. Активизируются процессы самоочищения в донных отложениях и улучшается минеральное питание самих растений за счет разложения органических веществ и перевода их в доступные для усвоения растениями формы. В затопленных грунтах, заросших высшей водной растительностью, формируются своеобразные "легкие", по которым циркулирует воздух и донные отложения дышат.

Исследовали выделение кислорода корнями 8 видов макрофитов. Ежеголовка простая, рдест курчавый, рдест Фриса, рдест гребенчатый — отобраны в реке; полушник озерный, прибрежник одноцветковый, лобелия Дортмана — из олиготрофного озера и взморник морской — из солоноватых вод [381]. Корни всех исследованных растений выделяли кислород, но с различной интенсивностью. В светлый период меньше всего выделяют кислород корни взморника ($0,04 \text{ мкг } O_2/\text{мг} \cdot \text{ч}$), что составляет 1 % общего количества кислорода, выделенного всеми растениями. Корни речных макрофитов выделяют $0,14-0,44$, а изотиды — $0,50-3,12 \text{ мкг } O_2/\text{мг} \cdot \text{ч}$. Это составляет соответственно 2—4 и 28—100 %.

Донные отложения и водная толща обогащаются кислородом за счет вентиляционной функции укореняющихся растений с воздушными и плавающими листьями [103, 303, 304, 378] и выделения в воду кислорода, образующегося в процессе фотосинтеза полностью погруженных растений. Скорость обмена кислородом между водой и тканями погруженных растений (уруть колосистая, валлиснерия американская) составляет $2-10 \text{ мл } O_2/\text{л} \cdot \text{ч}$ [410]. При этом установлено, что фотосинтетическая реэрация водной толщи часто превосходит атмосферную [32].

А амплитуда колебания содержания кислорода в зарослях тростника наибольшая ($4,01-0,60 \text{ мг/л}$), меньше — в зарослях урути ($3,88-1,83 \text{ мг/л}$) и наименьшая — в зоне без растений ($3,31-1,19 \text{ мг/л}$) [71]. Суточная динамика кислорода в зарослях тростника в реке выражена резко [75]. В поверхностных слоях размах колебаний составляет $8,31-1,31 \text{ мг/л}$. Минимум кислорода приходится на 4.00 ч, максимум — 20.00. Сезонные изменения содержания кислорода в зарослях тростника, сформировавшихся вдоль русла реки, имеют более низкие величины, чем в основном ее плесе, однако не выходят за пределы 4 мг/л .

Роль свободноплавающей растительности (рясковых) в реэрации воды менее значительна, так как кислород, образующийся в процессе фотосинтеза растений, выделяется в атмосферу. Плотный покров, создаваемый зарослями этих растений в малопроточных водоемах, затеняет водную толщу и угнетает фотосинтетическую деятельность фито-

планктона. Вместе с тем роголистник погруженный мало страдает от затенения рясками и в сообществе с ними создает более благоприятный кислородный режим в воде, чем чистые заросли рясок [364].

Вследствие фотосинтетической деятельности погруженных гидрофитов в воде изменяются не только газовый режим, но и карбонатное равновесие в сторону образования труднорастворимых солей кальция и выпадения их в осадок на поверхности растений, а затем, при их отмирании, и на дно водоема. Так осуществляется биогенная декальцинация природных вод. Заросли макрофитов при биомассе 100 кг в сухой массе в течение 10 ч обуславливают выпадение из раствора 2 кг извести [33].

Вопросам самоочищения и формирования качества воды в присутствии высших водных растений посвящен ряд работ [28, 102, 140, 229]. Осуществляя минеральное питание, высшие водные растения поглощают большое количество биогенных элементов, способствуя деэвтрофированию водоемов. Растения извлекают из водоема различные токсические вещества, тяжелые металлы, радионуклиды. На поверхности растений формируются селективные микробиоценозы, способствующие активной деструкции ряда опасных, загрязняющих водоемы веществ, — нефтепродуктов, фенолов [158, 233]. На основании многолетних исследований по выяснению бактериального самоочищения поверхностных вод от нефтяных загрязнений и его интенсификации макрофитами предполагают создание мелких прудов и водохранилищ с низконапорными плотинами, которые следует заселять высшими водными растениями [158, 159]. Ускорение окисления нефти в присутствии водных растений заключается в их способности продуцировать стимуляторы и потреблять ингибиторы роста углеводородоксилирующих бактерий. В этом, по-видимому, принимает участие весь водный фитоценоз — от водорослей до высших полупогруженных растений [164]. Посредством накопления и окислительной деструкции элодея канадская активно утилизирует ароматические амины, среди которых исследованы канцерогенные бензидин и β -нафтиламин. Гидрофиты губительно действуют на многие патогенные микроорганизмы, содержащиеся в сточных водах. Все эти свойства растений учитывают при создании искусственных фитоценозов высших водных растений для очистки различных сточных вод, а также при проведении водоохраных мероприятий.

Очистка сточных вод с помощью культур высших водных растений ведется в ФРГ, США, Японии, Франции, Швеции и других странах [81, 283, 357, 388]. Расчеты показали, что культура тростника потребляет из стока 88 % азота, в то время как в контрольном бассейне в отсутствие растений задерживается только 2 % азота [405].

Эффективно использование камыша озерного для очистки сточных вод [81]. В каналах из пластика с дном, покрытым гравием и засаженным рогозом, тростником и камышом, установлено сниже-

ние загрязнения: по взвешенным веществам на 83–88 %, мутности — 56–67, $N_{\text{общ}}$ — 14–56, $P_{\text{общ}}$ — 37–61 %. N снижалось на 42–75 %, P — 68–79, Na — 7–34, K — 9–56 %. Наиболее активно очищает воду камыш [315].

На Украине используются плавучие фильтры из тростника и камыша в руслах каналов питьевого назначения [173].

Есть сведения о возможности очистки шахтных вод от взвешенных веществ с помощью тростника, который на зольной почве образует плотные заросли [94]. Указаны экологический и экспериментальный подходы к возможности использования тростника для очистки загрязненных сточных вод [368]. Рдесты (блестящий, пронзеннолистный, гребенчатый) способны сорбировать на своей поверхности взвесь, масса которой составляет 10–25 % собственной массы, а также уменьшать общую щелочность воды [256]. Это свойство рдестов особенно ценно при использовании их в водоемах питьевого назначения.

Роголистник погруженный в сочетании с ряской трехдольной за 15 дней снижают содержание азотных и фосфорных соединений в сточных водах животноводческих комплексов в 1,5–2 раза [264].

Высшие водные растения предотвращают загрязнения водоемов поверхностными стоками, влияют на процессы интенсификации биологической очистки ливневых вод и дождевого стока, содержащих трудноокисляемые примеси [214].

Способность накапливать токсические соединения, производить их детоксикацию хорошо выражена у свободноплавающих растений (водный гиацинт, ряска, спиродела, вольфия). Эффективность их использования для очистки бытовых и промышленных сточных вод особенно высока в областях с высокими круглогодичными температурами воды в водоемах. Водный гиацинт, извлеченный из водоемов, перерабатывается в горючий газ. В более северных районах, где средняя температура января 10°C , успеха можно добиться культивируя рясковые [358]. Водный гиацинт — самое быстрорастущее растение в мире. Выходец из Венесуэлы, он теперь известен в 50 странах. В благоприятных условиях биомасса водного гиацинта удваивается каждые 10 дней [413]. Способность поглощать из воды и накапливать большое количество азота и фосфора позволяет использовать водный гиацинт для уменьшения евтрофирования загрязненных биогенами водоемов, а при изъятии из воды с последующей сушкой и размалыванием можно использовать его в качестве удобрений [363]. Целесообразно применять для очистки вод от загрязнения культуры высших водных растений не только в очистных сооружениях, но и в естественных водоемах [405]. С помощью тростника могут быть эффективно очищены водоемы, реки и водохранилища. Для этой цели перед сбросом неочищенных вод необходимо создавать систему прудов-фильтров с тростником или другими водными макрофитами. Эти пруды могут быть использованы для глубокой доочистки промышленных стоков,

прошедших индустриальную микробиологическую очистку, но не достигших требуемого качества, а также при решении задач замкнутого цикла водоснабжения предприятий [109]. Сообщества высших водных растений снижают содержание в воде органических и биогенных веществ при деструкции синезеленых водорослей [74]. В связи с этим применение инженерных водоохраных сооружений — биоплато — перспективно для предварительной водоподготовки в период массового развития синезеленых водорослей [169]. При этом предотвращается вынос бактерио- и фитопланктона на водопроводные станции: образующиеся в результате минерализации биогенные вещества поглощают высшие водные растения и исчезают из круговорота на длительный период (до конца вегетации). Пропуская воду через заросли погруженных растений, задерживаются синезеленые водоросли, локализуется разложение органического вещества и уменьшается протяженность биоплато. На мелководьях водохранилищ рекомендуют создавать массивы тростника, а также специальные фильтрационные водоочистные полосы из его зарослей [109]. Количества некоторых минеральных веществ, поглощаемых ежегодно из воды и почвы с урожаем 1 т/га воздушно-сухой надземной биомассы тростника, а также аккумулируемых корневищной системой с общей массой 50 т/га абсолютно-сухого вещества, которые характеризуют высокую поглотительную способность тростника, приведены в табл. 57.

Таким образом, способность высших водных растений к накоплению, утилизации, трансформации многих токсических соединений является мощным фактором в общем процессе биологического самоочищения водоемов. Водные растения принимают активное участие в процессах биологической миграции, аккумуляции и рассеивания элементов в водной среде и донных отложениях. Однако после отмирания отдельных органов и частей растений в течение их вегетации или полного отмирания в конце вегетационного сезона первичнопродуктивное органическое вещество, а также различные токсические вещества, поглощенные и аккумулированные растениями, снова включаются во внутриводоемные процессы и могут изменять качество воды в худшую сторону. Для того чтобы уменьшить негативное влияние высшей

Таблица 57. Количество минеральных веществ, аккумулируемых ежегодно из воды и почвы тростником обыкновенным [109]

Минеральное вещество	Количество аккумулированных веществ, кг/га		
	надземной массой	корневищами	Всего
Калий	113,8	745	858,8
Фосфор	32,1	90	122,1
Кальций	40,1	55	95,1
Магний	24,1	70	94,1
Натрий	20,7	430	450,7
Сера	97,3	180	277,2
Азот минеральный	47,2	120	167,2
Кремнезем	827,1	2845	3672,1
Всего	1201,3	4535	5737,3

водной растительности при обильном ее развитии в водоеме, а также использовать ее для направленного улучшения качества воды, необходимо часть биомассы удалять из экосистемы водоемов. Вместе с тем при планировании работ по уборке растений следует четко представлять конкретную цель мероприятия и реальную ее эффективность, строго учитывать биологические особенности высших водных растений различных экологических типов, активность их физиологических процессов, специфику роста, развития, особенности аккумуляции биогенных элементов и их сезонную миграцию в растительном организме, специфику накопления в растениях и их отдельных органах ряда органических токсических веществ, тяжелых металлов, радионуклидов, а также особенности возможного косвенного положительного влияния гидрофитов на формирование качества воды в водоеме [229]. Наиболее целесообразна частичная уборка высших водных растений — в случаях локального избыточного образования органического вещества — с целью предотвращения заболачивания заросших участков. Изъятие фитомассы гелофитов из экосистемы водоема для удаления избытка биогенных элементов, а тем более тяжелых металлов, хлорорганических пестицидов, ряда радионуклидов, аккумулируемых растениями, в основном их корневой системой, является малоэффективным. Кроме того, ранние сроки уборки многолетних гелофитов (тростника, рогоза, камыша), т.е. в период, когда в их надземной биомассе содержится наибольшее количество биогенных элементов, отрицательно сказываются на последующем возобновлении зарослей [44, 269, 331], а двух-трехкратный выкос растений в течение вегетационного сезона приводит практически к полному их уничтожению [193]. Важен также способ изъятия биомассы, так как при машинной уборке повреждается значительная часть подземных органов растений. Например, механическое повреждение целостности корневищ тростника приводит к образованию в его полых метамерах водных тромбов, препятствующих поступлению кислорода из надземных органов [257]. Следствием этого является асфиксия подземных органов, а затем некроз и полное отмирание большей их части. Это явление послужило одной из причин гибели большинства массивов тростника в осенне-зимний период при промышленной их разработке в дельтах Дуная, Днепра, Волги и ряда водоемов Казахстана [77, 110]. Наиболее целесообразным является выкос остатков растений в конце их вегетации по льду или выжигание старника ранней весной, до начала отроста молодых побегов [109].

Погруженные растения можно удалять из водоема в первой половине вегетационного сезона. Однако это резко снизит окислительную деструкцию растворимого органического вещества в воде за счет кислорода, выделяемого погруженными растениями в процессе фотосинтеза. Поздняя уборка погруженных растений, размножающихся, в основном, вегетативно, является для них губительной [335].

В последнее время появилось негативное мнение по поводу продолжительного удаления высших водных растений из водоемов. Этот процесс может нарушить не только регионально обусловленные свойства воды, но в отдаленном будущем — и биоту, особенно биомассу и видовой состав рыб. Таким образом, помимо участия в самоочищении водоемов высшая водная растительность имеет большое значение в повышении устойчивости водных экосистем, в частности к антропогенным воздействиям. Поэтому необоснованное тотальное ее уничтожение может привести к нежелательным экологическим последствиям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Функциональная активность высших растений в водоеме до недавнего времени недооценивалась. Многочисленные публикации, посвященные исследованию высших водных растений, убеждают в том, что знание физиологии высших гидромacroфитов, особенностей их метаболизма составляют научную основу рационального использования и охраны одного из наиболее важных компонентов водных экосистем — растительности водоемов, что является непременным условием охраны самих водоемов и природы вообще.

В последние 30 лет были накоплены сведения о физиологии высших водных растений — этой широко распространенной, но малоизученной группе растений. В мировой литературе появились многочисленные публикации, посвященные отдельным сторонам метаболизма высших водных растений, их физиолого-биохимическим, биофизическим, анатомо-морфологическим свойствам. В связи с этим возникла необходимость обобщения данных литературы, изданной в нашей стране и за рубежом, а также наиболее интересных и важных результатов собственных экспериментальных и натурных исследований.

В современной гидробиологии изучаются эколого-физиологические связи, определяющие формирование биоценозов, объясняется природа этих связей, исследуется морфология биоценозов. Изучение роли высших водных растений в формировании фитоценозов, в загрязнении и самоочищении водоемов способствует решению основной практической задачи гидробиологии — борьбе за чистую воду и повышение продуктивности водоемов. Большого внимания заслуживает исследование отдельных растительных организмов — составных звеньев фитоценозов. Это позволяет находить надежные тест-объекты, биоиндикаторы, используемые в биомониторинге для определения состояния водной среды, их роли в поглощении, накоплении и миграции биогенных элементов, тяжелых металлов, радионуклидов, ряда органических загрязняющих веществ, получать новые данные о механизме биологического самоочищения природных вод.

В работе представлены данные о фотосинтезе, дыхании, водном режиме, минеральном питании — наиболее важных процессах жизне-

деятельности растений. Возрос методический уровень исследований фотосинтеза высших водных растений, позволяющих определить механизм проникновения углерода в клетки водных макрофитов, пути транспорта CO_2 и O_2 в них, специфику усвоения неорганического углерода высшими водными растениями различных экологических типов. В настоящее время наиболее активно исследуется влияние различных экологических факторов на интенсивность фотосинтеза, обеспечивающего поступление энергии в экосистемы. Назрела необходимость в методических разработках определения продукции и деструкции, энергетических особенностей высших водных растений различных экологических групп, что является фундаментальной характеристикой как состояния самих растений, так и состояния гидрoэкоcистемы в целом.

В последние годы у полупогруженных водных растений выявлены два фотосинтетических механизма, угнетающих фотодыхание, а также зависимость скорости фотодыхания от концентрации O_2 в воде.

Изучено влияние экологических (внешних) и функциональных (внутренних) факторов на некоторые стороны водообмена высших водных растений и его влияния на водный баланс водоемов и водотоков. Ряд зарубежных и отечественных работ посвящен минеральному питанию высших водных растений. В них дан анализ изменения уровня накопления высшими водными растениями различных химических элементов в связи с антропогенным евтрофированием водоемов и увеличением факторов, способствующих загрязнению природных вод. Учитывая это, мы попытались больше внимания уделить специфике формирования поглощающего аппарата высших водных растений. Особое внимание уделено также исследованию возможности миксотрофизма и степени его проявления у представителей различных экологических групп гидромacroфитов.

Наиболее полно представлены работы, характеризующие взаимосвязь высших водных растений со средой влияния природных (абиотических и биотических) и антропогенных факторов на высшие водные растения. Дана характеристика устойчивости высших водных растений к различным неблагоприятным условиям среды, а также способности производить детоксикацию пестицидов, что способствует самоочищению воды. В биологическом контроле природных вод, проводимом в двух направлениях (экологическом и физиологическом), особое место предстоит занять высшим водным растениям, которые могут быть использованы в качестве биоиндикаторов загрязнения воды.

Обобщение исследований по физиологии высших водных растений и знакомство с новыми публикациями позволяет надеяться на более широкое и рациональное использование высших водных растений в практических целях.

СПИСОК РАСТЕНИЙ, УПОМИНАЕМЫХ В ТЕКСТЕ

Азолла каролинская	— <i>Azolla caroliniana</i> Willd.
Альдрованда пузырчатая	— <i>Aldrovanda vesiculosa</i> L.
Аир	— <i>Acorus calamus</i> L.
Белокрыльник болотный	— <i>Calla palustris</i> L.
Болотник весенний	— <i>Callitriche verna</i> L.
Болотник прудовый	— <i>Callitriche stagnalis</i> Scop.
Болотноцветник щитовидный	— <i>Nymphoides peltata</i> (S.G.Gmel.) O.Kuntze
Валлиснерия американская	— <i>Vallisneria spiralis</i> L.
Вахта трилистная	— <i>Menyanthes trifoliata</i> L.
Взморник морской	— <i>Zostera marina</i> L.
Виктория регия	— <i>Victoria regia</i> Rand. — Hord.
Водный гиацинт-эйхорния	— <i>Eichornia crassipes</i> (Mart.)
Водокрас обыкновенный (лягушечник)	— <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.
Водяная сосенка обыкновенная (хвостик обыкновенный)	— <i>Hippuris vulgaris</i> L.
Водяной лютик жестколистный (шелковник фенхелевидный)	— <i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) — <i>Ranunculus circinatus</i> Sibth. <i>Batrachium foeniculacium</i> (Gilib.) V. Krecz.)
Водяной орех плавающий	— <i>Trapa natans</i> L.
Вольфия бескоренная	— <i>Wolffia arrhiza</i> (L.) Horkel ex Wimm.
Гидрелла мутноватая	— <i>Hydrilla verticillata</i> Rich.
Горец земноводный-Водяная гречиха	— <i>Poligonum amphibium</i> L.
Дербенник иволистный	— <i>Lithrum salicaria</i> L.
Ежеголовник злаколистный	— <i>Sparganium gramineum</i> Georgi.
Ежеголовник простой	— <i>Sparganium simplex</i> Huds.
Ежеголовник ветвистый	— <i>Sparganium erectum</i> L.E.-S. ramosum Huds.
Ежеголовник прямой (жерушник земноводный)	— <i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.
Ирис (водяной) болотный	— <i>Iris pseudacorus</i> L.
Калужница болотная	— <i>Caltha palustris</i> L.
Камыш морской	— <i>Scirpus maritimus</i> L.
Камыш озерный	— <i>Sc. Lacustris</i> L.
Камыш подверхушечный	— <i>Sc. subterminalis</i>
Камыш Табернемонтана	— <i>Sc. tabernaemontani</i> C.C.Gmel.
Камыш трехгранный	— <i>Sc. triquetus</i> L.

Камыш укореняющийся
Камыш сильный
Канареечник тростниковый

Клубникамыш морской
Кубышка желтая
Кубышка изменчивая
Кубышка малая
Кубышка приплавная
Кувшинка белая
Кувшинка зубчатая
Кувшинка клубненосная
Кувшинка чисто белая

Лобелия Дортмана
Лотос орехоносный
Людвигия иссополистная

Манник большой (водяной)

Манник колосковый
Манник литовский
Манник трехцветковый
Многокоренник обыкновенный
Мох водяной (фонтаналис водяной)

Найда морская
Нимфейник-Болотноцветник

Одинея
Осока заячья
Осока Гудзона
Окопник лекарственный

Пистия
Полицифония
Полушник озерный
Прибрежница одноцветковая
Пузырчатка обыкновенная

Рдест блестящий
Рдест взморниковый
Рдест влагалищный
Рдест гребенчатый
Рдест длиннейший
Рдест курчавый
Рдест нитевидный
Рдест плавающий
Рдест разнолистный
Рдест речной
Рдест сплюснутый
Рдест стеблеобъемлющий (рдест пронзеннолистный)
Рдест туполистный
Рдест Фриза

— *Sc. radicans* Schkuhr
— *Sc. validus* L.
— *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert
(*Digraphis arundinacea* (L.) Trin.
— *Boeoboshaenos maritimus* L.
— *Nuphar lutea* (L.) Smith.
— *N. variabilis*
— *N. pumilla* (Timm) D.C.
— *N. advenum* R. Br.-N. americana Provancer
— *Nymphaea alba* L.
— *N. dentata*
— *N. tuberifer*
— *N. candida* J. et C. Presl.
— *Lobelia dortmanna* L.
— *Nelumbo nucifera* Zaeerth.
— *Hyssopaeifolius*

— *Glyceria maxima* (C.Gartm.) Holmb.-Moj-
nia maxima C. Gartm.-*Glyceria aquatica* (L.)
Wahlenb.
— *Glyceria spiculosa* (Tr. Schmidt) Roshev.
— *Gl. lithuanica* (Gorski, Gorski)
— *Gl. triflora* (Korsh.) Kom.
— *Spirodella polyrrhiza* (L.) Schleid.
— *Fontinalis antipiretica*

— *Najas marina* L.

— *Odinea*
— *Carex leporina* L.
— *C. gudsonii* L.
— *Symphytum officinale* L.

— *Pistia*
— *Polisiphonia*
— *Isoetes lacustris* L.
— *Littorella uniflora* (L.) Aschers.
— *Utricularia vulgaris* L.

— *Potamogeton lucens* L.
— *P. maritimus* L.
— *P. vaginatus* Turcz.
— *P. pectinatus* L.
— *P. praelongus* Wulf.
— *P. crispus* L.
— *P. filiformis* Pers.
— *P. natans* L.
— *P. gramineus* L.-P. heterophyllus Schreb.
— *P. nodosus* Poir.
— *P. compressus* L.-P. zosterifolius Schum.
— *P. perfoliatus* L.

— *P. obtusifolius* Mert. et Koch
— *P. friesii* Rupr.

Рис дальневосточный (цицания широколистная)	— <i>Zizania Latifolia</i> (Griseb.) Stapf
Рогоз Лаксмана	— <i>Typha Laxmanii</i> Lepesch.
Рогоз узколистный	— <i>T. angustifolia</i> L.
Рогоз широколистный	— <i>T. latifolia</i> L.
Роголистник погруженный	— <i>Ceratophyllum submersum</i> L.
Роголистник темнозеленый	— <i>C. demersum</i> L.
Руппия морская	— <i>Ruppia maritima</i> L.
Руппия спиральная	— <i>R. cirrosa</i> (Petagna) Grande-R. spiralis L. ex Dumort.
Ряска горбатая	— <i>Lemna gibba</i> L.
Ряска маленькая	— <i>L. minor</i> G.
Ряска тройчатая	— <i>L. trisulca</i> L.
Сальвиния плавающая	— <i>Salvinia natans</i> (L.) All.
Ситник	— <i>Juncus</i> L.
Ситняг болотный (ситняг одночешуйчатый)	— <i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.
Стрелолист стрелолистный	— <i>Sagittaria saggitifolia</i> L.
Стрелолист трилистный	— <i>S. trifolia</i> L.
Сусак зонтичный	— <i>Butomus umbellatus</i> L.
Талассия	— <i>Thalassia</i>
Телорез обыкновенный	— <i>Stratiotes aloides</i> L.
Тростник обыкновенный (тростник южный)	— <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin ex Steud. — <i>Arundo australis</i> Cav., <i>Phragmites communis</i> Trin.
Турча болотная	— <i>Hottonia palustris</i> L.
Ульвария	— <i>Ulvaria</i>
Уруть бразильская	— <i>Miriophyllum braziliense</i> L.
Уруть желтая	— <i>M. luteum</i> L.
Уруть колосистая (колосовая)	— <i>M. spicatum</i> L.
Уруть очередноцветковая	— <i>M. alterniflorum</i> DC.
Частуха ланцетная	— <i>Alisma lanceolatum</i> With.
Частуха Лозеля	— <i>A. gramineum</i> Lej.-A. loeselii Gorski
Частуха подорожниковая	— <i>A. plantago-aquatica</i> L.
Щавель водяной	— <i>Rumex aquaticus</i> L.
Элодея зубчатая	— <i>Elodea densa</i> L.
Элодея канадская	— <i>Elodea canadensis</i> Michx.
Эгерия зубчатая	— <i>Egeria densa</i>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В.А. О наблюдениях и сравнительных оценках состояния экологических систем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — Л.: Гидрометеоиздат, 1978. — Т. 1. — С. 64–69.
2. Агаронян А.Г., Бажанова Н.В., Алтунян М.Г., Арутюнян Ж.А. Миграция и детоксикация далапона в почве и корневищах тростника // Биол. журн. Армении. — 1980. — 33, № 3. — С. 337–340.
3. Агре А.Л., Телитченко М.М. О накоплении радиостронция гидрофитами и детритом // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1963. — 67, вып. 1. — С. 133–137.
4. Алексин О.А. Гидрохимия. — Л.: Гидрометеоиздат, 1970. — 162 с.
5. Андриченко Т.Л., Балашов Л.С. Прибрежно-водная растительность озера в понижениях (сагах) окрестностей Цюрупинска // Высшие водные и прибрежно-водные растения: Тез. докл., Борок, 7–9 сент. 1977 г. — Киев: Наук. думка, 1977. — С. 28–30.
6. Аникиев В.В., Кутузов Ф.Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. — 1961. — 8, № 3. — С. 375–377.
7. Антипов Н.И. Водный режим некоторых гигрофитов // Там же. — С. 284–293.
8. Антипов Н.И. Воздушно-водный режим некоторых водных растений // Ботан. журн. — 1964. — 49, № 5. — С. 702–707.
9. Аренштейн А.М. Об испарении воды в водоемах, зарастающих высшей водной растительностью // Докл. АН СССР. — 1937. — 14, № 1. — С. 35–38.
10. Артеменко В.И. К Биологии *Potamogeton perfoliatus* L. // Флора и растительность водоемов бассейна верхней Волги. — Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. — 1979. — Вып. 42 (45). — С. 137–139.
11. Астапович И.Т. Фотосинтез макрофитов в неглубоких водоемах // Тр. Белорус. НИИ рыб. хоз-ва. — 1972. — 8. — С. 88–97.
12. Афанасьев В.А. Фенолразрушающие микроорганизмы ризосферы тростника и грунта // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл., Иркутск, 19–22 окт. 1982 г. — Иркутск: Наука, 1982. — С. 101.
13. Баславская С.С., Журавлева Е.И. Действие калийных солей на фотосинтез *Elodea canadensis* // Ботан. журн. — 1948. — 33, № 4. — С. 420–426.
14. Бейдеман И.Н., Вотякова Н.Е., Выхристюк М.М. и др. Экология растительности дельты реки Селенги. — Новосибирск: Наука, 1981. — 272 с.
15. Бейдеман И.Н., Паутова В.Н. Водный режим растений на островах и берегах озера Байкал и методика его изучения. — М.: Наука, 1969. — 384 с.
16. Белааская А.П. К методике изучения водной растительности // Ботан. журн. 1979. — 64, № 1. — С. 32–41.

17. Библь Р. Цитологические основы экологии растений. — М. : Мир, 1965. — 463 с.
18. Биочино А.А. Экспериментальные исследования действия повышенной температуры воды на высшие водные растения // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. — 1982. — Вып. 45 (48). — С. 3—14.
19. Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. — Л. : Гидрометеиздат, 1980. — 223 с.
20. Бойченко Е.А. Влияние света на физиологическое состояние хлоропластов элодеи // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1937. — 66, вып. 3. — С. 173—179.
21. Боченин В.Ф., Чеботина М.Н. Сезонная динамика накопления Co^{60} элодеей (*Elodea canadensis* Rich.) // Экология. — 1975. — № 5. — С. 80—82.
22. Бразинский Л.П., Комаровский Ф.Я., Мережко А.И. Персистентные пестициды в экологии пресных вод. — Киев : Наук. думка, 1979. — 141 с.
23. Бриллиант В.А. О различиях в фотосинтезе высших и низших водных растений в зависимости от условий среды // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. IV. — 1951. — Вып. 8. — С. 5—33.
24. Будыко М.И. Глобальная экология. — М. : Мысль, 1977. — 327 с.
25. Вальтер Г. Растительность земного шара : Эколого-физиологическая характеристика. — М. : Прогресс, 1975. — Т. 3. — 426 с.
26. Вальтер Г. Общая геоботаника. — М. : Мир, 1982. — 261 с.
27. Вартапетян Б.В. Анаэробизм и теория физиологической адаптации растений к затоплению // Физиология растений. — 1982. — 29, № 5. — С. 985—994.
28. Васисов Т., Хужахмедов Д., Юнусов И.И. и др. О роли микроводорослей и высших водных растений в очистке сточных вод в биологических прудах // Физиолого-биохимические аспекты культивирования водорослей и высших водных растений в Узбекистане. — Ташкент : Фан, 1976. — С. 24—27.
29. Веригина К.В. К характеристике процессов оглеения почв // Тр. Почвоведч. ин-та АН СССР. — 1953. — 11. — С. 198.
30. Вершинин П.В., Мельников М.Н., Мичурин Б.Н. и др. Основы агрофизики. — М.; Л. : Физматгиз, 1959. — 253 с.
31. Викторов Д.П. Малый практикум по физиологии растений. — М. : Высш. шк., 1969. — С. 23—25.
32. Винберг Г.Г. Значение фотосинтеза для обогащения воды кислородом при самоочищении загрязненных вод // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1955. — 6. — С. 46—69.
33. Воронихин Н.Н. Растительный мир континентальных водоемов. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. — 410 с.
34. Воронов А.Г. О некоторых приспособлениях растений к изменениям уровня озер // Ботан. журн. — 1943. — 28, № 5. — С. 181—185.
35. Востокова Е.А. Применение геоботанического метода при гидрогеологических исследованиях в пустынях и полупустынях // Тр. Всесоюз. аэрогеол. треста. — 1955. — Вып. 1. — С. 16—18.
36. Врочинский К.К. О накоплении пестицидов в гидробионтах // Гидробиол. журн. — 1970. — 6, № 4. — С. 126—131.
37. Врочинский К.К. Пестициды как потенциальные загрязнители водных растений // Проблемы фитогигиены и охрана окружающей среды. — Л. : Наука, 1981. — С. 162—165.
38. Врочинский К.К., Гриб И.В., Гриб А.В. Содержание хлорорганических инсектицидов в водных растениях // Гидробиол. журн. — 1970. — 6, № 6. — С. 107—109.
39. Гаврилова Т.М. Влияние повышенной температуры и обезвоживания на движение хлоропластов // Вопросы водообмена культурных растений. — Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1965. — С. 109—115.
40. Галоненко В.Н., Стражецкий В. Изменение интенсивности фотосинтеза и содержания хлорофилла у ряски в связи с возрастом и условиями освещения // Физиология растений. — 1969. — 16, № 6. — С. 993—1001.
41. Гельбух Т.М. Элементы водного баланса дельты р. Или // Тр. ГГИ. — 1960. — Вып. 79. — С. 164—202.
42. Годнев Т.Н., Калишевич С.В., Захаров Г.Ф. О строении хлоропластов и концентрации хлорофилла у некоторых водных растений // Докл. АН СССР. — 1949. — 66, № 5. — С. 957—960.
43. Годнев Т.Н., Ленинская А.В., Рябцевская Э.А. Влияние микроэлементов на размеры хлоропластов и накопление пигментов у водных растений // Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. — Киев : Укр. акад. с.-х. наук, 1962. — С. 100—101.
44. Горбик В.П. Влияние выкашивания и выжигания на сообщества тростника и рогоза узколистного Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. — 1986. — 22, № 3. — С. 50—56.
45. Горышкина Т.К. Экология растений. — М. : Высш. шк., 1979. — 368 с.
46. Грибовская И.Ф., Груздева Л.П. Использование структурно-функциональных показателей фитоценозов и химического состава макрофитов для характеристики антропогенного евтрофирования водоемов // Антропогенное евтрофирование природных вод. — М. : Черноголовка, 1983. — С. 93—94.
47. Грищенко О.М. К вопросу об эколого-географических закономерностях энергетики фотавтотрофов // Круговорот веществ и энергии в водоемах : Элементы биотического круговорота. Тез. докл. к 5-му Всесоюз. лимнол. совещ., Ливенское на Байкале, 2—4 сент. 1981 г. — Иркутск : Наука, 1981. — Вып. 1. — С. 14—15.
48. Гродзінський А.М. Знову про фітоценологічну роль фізіологічно активних видів рослин // Укр. ботан. журн. — 1983. — 40, № 4. — С. 1—11.
49. Гуревич Ф.А. Роль фитонцидов во внутренних водоемах // Вод. ресурсы. — 1978. — № 2. — С. 133—142.
50. Гуревич Ф.А., Ястребова О.Л. О протистокцидных свойствах некоторых видов водных и прибрежно-водных растений Красноярского края // Тр. Краснояр. отд-ния Сиб. н.-и. и проект.-конструкт. ин-та рыб. хоз-ва. — 1975. — 10. — С. 106—113.
51. Гуревич Ф.А., Ястребова О.Л. Фитонцидные свойства высших водных и прибрежно-водных растений // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям : Тез. докл., Борок, 7—9 сент. 1977 г. — Борок : Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1977. — С. 109—111.
52. Гусев Н.А. Некоторые методы исследования водного режима растений. — Л. : Всесоюз. ботан. о-во, 1960. — 61 с.
53. Гусева К.А., Гончарова С.П. О влиянии высшей водной растительности на развитие планктонных синезеленых водорослей // Экология и физиология синезеленых водорослей. — М.; Л. : Наука, 1965. — С. 230—234.
54. Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. — М. : Мир, 1983. — 549 с.
55. Дадингтон К. Эволюционная ботаника. — М. : Мир, 1972. — 307 с.
56. Девс С. Стрелолист // Химия и жизнь. — 1984. — № 6. — С. 36—37.
57. Демидовская Л.Ф., Кириченко Р.А. Морфолого-анатомические особенности тростника и его цикл развития // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. — 1964. — 19. — С. 93—159.
58. Денисова Г.А. Семейство росянковые (Droseraceae). Жизнь растений. — М. : Просвещение, 1981. — Т. 5, ч. 2. — С. 171—175.
59. Доброхотова К.В. Ботаническая характеристика водоемов низовой дельты р. Или // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1952. — 4. — С. 260—275.
60. Доброхотова К.В., Ролдугин И.И., Доброхотова О.В. Водные растения. — Алма-Ата : Кайнар, 1982. — 192 с.

61. *Древал В.Ф.* Влияние водного режима на рост, развитие и урожайность тростника обыкновенного в Днепровских плавнях : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Херсон, 1966. — 23 с.
62. *Дубинина И.М.* К вопросу о нитратном дыхании корней растений при недостатке кислорода в питательной среде // Физиология растений. — 1965. — 12. — С. 280—283.
63. *Дубына Д.В.* Антропогенные изменения флоры и растительности плавней низовья Днестра // VII съезд Укр. ботан. о-ва : Тез. докл., Ялта, апр., 1982. — Киев : Наук. думка, 1982. — С. 194—195.
64. *Дунин-Барковский Л.В.* Влияние орошения на речной сток // Тр. III Всесоюз. гидробиол. съезда. — 1959. — 2. — С. 112—118.
65. *Дьяченко А.П.* Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск : Урал. ун-т, 1978. — С. 93—102.
66. *Жолкевич В.Н.* О взаимосвязи водного и энергетического обменов у растений // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. — Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1978. — С. 192—211.
67. *Жукова Г.А., Лисицина Л.И.* Влияние строительства Конаковской ГРЭС на растительность Мошковичского залива // Биология внутр. вод. — 1971. — № 12. — С. 18—22.
68. *Зайцев Ю.П.* Задачи гидробиологии в деле охраны и использования водных ресурсов // Гидробиол. журн. — 1981 — 17, № 1. — С. 11—13.
69. *Зауралова Н.О.* Ассимиляционный аппарат некоторых видов пресноводных гетерофильных растений // Ботан. журн. — 1980. — 65, № 10. — С. 1439—1446.
70. *Зауралова Н.О.* Содержание пластидных пигментов в надводных и подводных листьях некоторых видов пресноводных гетерофильных растений // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. — 1980. — Вып. 3, № 15. — С. 42—45.
71. *Захаренков И.С.* К вопросу о влиянии зарастаемости прудов на гидрохимические условия водной среды // Тр. биол. ст. на оз. Нарочь. — 1958. — № 1. — С. 209—221.
72. *Зеров К.К.* Основные черты формирования растительности днепровских водохранилищ в первые годы существования // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. — Киев : Наук. думка, 1967. — С. 223—248.
73. *Иванов Л.А., Силина А.А., Целникер Ю.П.* Метод быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботан. журн. — 1950. — 35, № 2. — С. 171—185.
74. *Иванов А.И., Смирнова Н.Н.* "Цветение", зарастание высшей водной растительностью и их влияние на качество воды // V съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва : Тез. докл., Тольятти, 15—19 сент. 1986 г. — Куйбышев, 1986. — С. 189—191.
75. *Ивалев В.С.* Влияние тростниковых зарослей на биологический и химический режим водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1950. — 2. — С. 79—102.
76. *Израэль Ю.А.* Глобальная система наблюдений : Прогноз и оценка изменений состояния окружающей природной среды // Метеорология и гидрология. — 1974. — № 7. — С. 3—8.
77. *Исамбаев А.И.* Влияние хозяйственного использования зарослей тростника на их возобновление и производительность // Тростник : Материалы по биологии, экологии и использ. тростника обычн. в Казахстане. — Алма-Ата : Наука, 1964. — С. 231—260.
78. *Искра А.А., Куликова В.Г.* Некоторые закономерности накопления естественных радиоактивных элементов пресноводными растениями // Проблемы радиоэкологии водоемов-охладителей атомных электростанций. — Свердловск : УНЦ АН СССР, 1978. — С. 99—103.
79. *Кадукин А.И., Красинцева В.В., Романова Г.И. и др.* Аккумуляция железа, марганца, цинка, меди и хрома у некоторых водных растений // Гидробиол. журн. — 1982. — 18, № 1. — С. 79—82.
80. *Казанкин А.П.* Испарение как комплексный экологический показатель фитоденосов // Экология. — 1982. — № 3. — С. 27—30.
81. *Карасева Н.Н.* Пути повышения эффективности очистки нефтяных стоков путем введения в схемы очистных станций прудов с высшими водными растениями // Материалы Респ. науч.-техн. конф. по гидравлике и сантехнике. — Казань, 1970. — С. 42—49.
82. *Катанская В.М.* Растительность водохранилищ-охладителей СССР // Первая Всесоюз. конф. по высш. водн. и прибреж.-вод. растениям : Тез. докл., Борок, 7—9 сент. 1977 г. — Борок : Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1977. — С. 64—51.
83. *Катанская В.М.* Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. — Л. : Наука, 1981. — 187 с.
84. *Кашина Н.Ф.* Очистка и доочистка аммонийсодержащих сточных вод с помощью водных растений // Гидробиол. журн. — 1984. — 20, № 3. — С. 96—100.
85. *Кашина Н.Ф., Тимофеева С.С.* Кинетика и механизм трансформации ароматических аминов макрофитами // Проблемы экологии Прибайкалья : Тез. докл., Иркутск, 19—22 окт. 1982 г. — Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та. — 1982. — Вып. 5. — С. 107—108.
86. *Киселева Т.М.* Особенности фотосинтетического аппарата у некоторых трав и кустарников елового леса в связи с экологическими условиями : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1980. — 21 с.
87. *Клюков В.М.* Растительность водоемов зоны влияния водохозяйственного комплекса Дунай—Днепр // Гидробиология Дуная и лиманов Северо-Западного Причерноморья. — Киев : Наук. думка, — 1986. — С. 89—105.
88. *Коган Ш.И., Садыков Х.С., Чиннова Г.А. и др.* Влияние высших водных растений на развитие водорослей в водоемах Туркменской ССР // Формирование и контроль качества поверхностных вод. — Киев : Наук. думка, 1976. — Вып. 2. — С. 133—136.
89. *Коган Ш.И., Чиннова Г.А., Крайченко М.Е.* Влияние макрофитов на некоторые водоросли при совместном культивировании // Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. — 1972. — № 3. — С. 3—8.
90. *Кожова О.М.* Применение методов экосистемного анализа к оценке качества вод // Научные основы контроля и качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л. : Гидрометеиздат, 1981. — С. 16—29.
91. *Кокин К.А.* О роли погруженных макрофитов в самоочищении воды // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1963. — 14. — С. 234—247.
92. *Кокин К.А.* Экология высших водных растений. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1982. — 158 с.
93. *Колосов И.И.* Поглощительная деятельность корневых систем растений. — М. : Изд-во АН СССР, 1962. — 386 с.
94. *Комиссаров С.В., Шапошникова В.А.* Очистка шахтных вод с помощью водных растений // Вод. ресурсы. — 1976. — № 5. — С. 198—204.
95. *Кондратьева Н.В.* Про влия заростей очерету на синьозелені водорості // Укр. ботан. журн. — 1957. — 14, № 2. — С. 87—93.
96. *Конев С.В., Мажуль В.М.* Межклеточные контакты. — Минск : Наука и техника, 1977. — 288 с.
97. *Корганов А.С.* Водный баланс низовья р. Сырдарьи // Проблемы освоения пустынь. — 1969. — № 5. — С. 56—64.
98. *Корганов А.С.* Влияние на сток непродуктивной транспирации и гидрологическая эффективность замены ее продуктивной // Тр. ГГИ. — 1973. — Вып. 208. — С. 127—134.
99. *Кордаков И.А.* Прибрежно-водная растительность вторичных отстойных прудов водохранилищ и ее роль в очистке промышленных сточных вод. Со-

- общ. 1 // Сб. тр. н.-и. и проектн. ин-та по обогащению руд цв. металлов. — 1971. — № 2. — С. 31–36.
100. Корелякова И.П. Краткая характеристика мелководий и их растительного покрова в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. — 1975. — 11, № 2. — С. 12–17.
 101. Корелякова И.П. Растительность Кременчугского водохранилища. — Киев : Наук. думка, 1977. — 197 с.
 102. Корсак Н.Б. Влияние зарослей и высших водных растений на гидрохимический режим Туздинского водохранилища // Гидробиол. журн. — 1981. — 17, № 4. — С. 44–50.
 103. Костычев С.П. Физиология растений. Ч. 2. Физиология поступления и передвижения веществ, рост и движение. — М.; Л. : Сельхозгиз, 1933. — 574 с.
 104. Костяев В.Я., Дьякова Л.М. Распад фенола в присутствии водорослей и высших водных растений // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. — 1971. — № 10. — С. 18–23.
 105. Котова Н.Н. Биологическая активность некоторых гидатофитов Воронежской области // Изв. Воронеж. пед. ин-та. — 1979. — 206. — С. 40–50.
 106. Красовский Л.И. О биомассе подземных побегов тростника в озерах Барабы // Ботан. журн. — 1962. — 47, вып. 5. — С. 673–677.
 107. Кретович В.Л. Основы биохимии растений. — М. : Высш. шк., 1971. — 463 с.
 108. Кроткевич П.Г. Биолого-экологические свойства и народно-хозяйственное использование тростника обыкновенного (*Phragmites communis* Trin.) : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Киев, 1970. — 71 с.
 109. Кроткевич П.Г. К вопросу использования водоохранно-очистных свойств тростника обыкновенного // Вод. ресурсы. — 1976. — № 5. — С. 191–197.
 110. Кроткевич П.Г. Солевыносливость и возможная деградация фитоценозов тростника вследствие зарегулирования стока Нижнего Днепра // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж. вод. растениям : Тез. докл., Борок, 7–9 сент. 1977 г. — Борок : Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1977. — С. 78–80.
 111. Круглова В.М. О фитонцидах водных растений // Фитонциды, их роль в природе. — М. : АН СССР, 1952. — С. 138–144.
 112. Кузнецов В.И. Влияние водной растительности на испарение // Тр. ГГИ. — 1954. — 46 (100). — С. 108–136.
 113. Кузьменко М.И. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение. — Киев : Наук. думка, 1981. — 210 с.
 114. Куликов Н.В., Любимова С.А., Тимофеева Н.А. Роль пресноводных растений в процессах соосаждения стронция-90 с карбонатами кальция // Экология. — 1970. — № 4. — С. 55–58.
 115. Культиасов И.М. Экология растений. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1982. — 381 с.
 116. Кутюрин В.М., Улубекова М.В., Назаров Н.М. Влияние света и кислорода на фотосинтез и дыхание водных растений // Физиология растений. — 1964. — 11, вып. 6. — С. 965–973.
 117. Кутюрин В.М., Улубекова М.В., Назаров Н.М. О соотношении между интенсивностью выделения O_2 и реакциями превращения ксантофиллов у *Eichornia crassipes* при различном спектральном составе света // Докл. АН СССР. Сер. биол. — 1969. — 187, № 2. — С. 470–472.
 118. Лайск А., Оя В., Рахи М. Диффузные сопротивления листьев в связи с их анатомией // Физиология растений. — 1970. — 17, вып. 1. — С. 40–48.
 119. Лархер В. Экология растений. — М. : Мир, 1978. — 382 с.
 120. Лайнерте М.П., Сайсума З.К. Роль прибрежно-водных растений пресноводных водоемов в концентрированном Ca и Sr (стабильного и радиоактивного) // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж. вод. растениям : Тез. докл., Борок, 7–9 сент. 1977 г. — Борок : Ин-т биологии внутр. вод. АН СССР, 1977. — С. 117–119.
 121. Леонова Т.Г. Семейство яскоковые // Жизнь растений. — М. : Просвещение, 1932. — Т. 6. — С. 493–500.
 122. Леопольд А. Рост и развитие растений. — М. : Мир, 1968. — 493 с.
 123. Либберт З. Физиология растений. — М. : Мир, 1976. — 500 с.
 124. Лихолат Т.В. Изменение в движении хлоропластов под влиянием 2,4-Д // Учен. зап. Калинин. ин-та. — 1968. — 51. — С. 67–72.
 125. Логинов М.А. О световых кривых фотосинтеза *Phragmites communis* Trin. // Докл. АН ТаджССР. — 1968. — 11, № 8. — С. 52–54.
 126. Лукина Л.Ф. Водный режим некоторых видов высших водных растений // Гидробиол. журн. — 1980. — 16, № 6. — С. 89–90.
 127. Лукина Л.Ф. Роль транспирации высших водных растений в водоемах // Круговорот веществ и энергии в водоемах : Тез. докл. к 5-му Всесоюз. лимнол. совещ., Лиственничное на Байкале, 2–4 сент. 1981 г. — Иркутск : 1981. — Вып. 1. — С. 90–91.
 128. Лукина Л.Ф., Мережко А.И., Даниловская Е.Н. Интенсивность транспирации некоторых видов высших водных растений // Высшие водные и прибрежно-водные растения : Тез. докл., Борок, 7–9 сент. 1977 г. — Киев : Наук. думка, 1977. — С. 71–72.
 129. Любимова С.А. Накопление стронция-90 и цезия-137 пресноводными растениями в озерах различной трофности // Проблемы радиоэкологии водных организмов. — Свердловск : УНЦ АН СССР, 1971. — С. 76–79.
 130. Любимова С.А., Пискунов Л.И., Вознесенская Т.И. О накоплении стронция-90 и цезия-137 в некоторых макрофитах Среднего Урала // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж. вод. растениям : Тез. докл., Борок, 7–9 сент. 1977 г. — Борок : Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1977. — С. 122–123.
 131. Любич Ф.П., Арбузова Л.Я. Биологическое значение водных придаточных корней у *Phragmites communis* Trin. // Ботан. журн. — 1964. — 12, № 9. — С. 1299.
 132. Максимов Н.А. Краткий курс физиологии растений. — М. : Сельхозгиз, 1958. — 559 с.
 133. Манохина Р.П. Интродукция декоративных прибрежно-водных растений в Центральном Таджикистане : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Душанбе, 1984. — 21 с.
 134. Марчюленене Д.П., Душаускене-Дуж Р.Ф., Нянишкене В.Б. и др. Обмен свинца-210 между водной средой и пресноводными растениями // III съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва : Тез. докл., Рига, 11–15 мая 1976 г. — Рига : Зинатне, 1976. — Т. 2. — С. 91–94.
 135. Марчюленене Д.П., Душаускене-Дуж Р.Ф., Мотеюнене Э.Б. и др. Влияние термического режима водоема на гидрофитоценозы // Экология. — 1982. — № 2. — С. 49–55.
 136. Махлин М.Д., Сурова Т.Д. Семейство азолловые // Жизнь растений. — М. : Просвещение, 1978. — Т. 4. — С. 251–254.
 137. Меньшикова О.А., Кукушка Л.А. Участие макрофитов в детоксикации метиламина // Проблемы экологии Прибайкалья : Тез. докл., Иркутск, 19–22 окт. 1982 г. — Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 1982. — С. 111–112.
 138. Меньшикова О.А., Стом Д.И., Суслов С.Н. и др. Действие фенолов и хинонов на сульфидрильные и дисульфидные группы водорослей и высших водных растений // Эксперим. вод. токсикология. — 1981. — № 7. — С. 81–91.
 139. Мережко А.И. Роль высших водных растений в самоочищении водоемов // Гидробиол. журн. — 1973. — 9, № 4. — С. 118–125.
 140. Мережко А.И. Эколого-физиологические особенности высших водных растений и их роль в формировании качества воды : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — С., 1978. — 46 с.

141. Мережко А.И., Кузьменко М.И., Величко И.М. Взаимоотношения различных видов водорослей и высших водных растений, обусловленные их метаболитами // Летучие биологически активные соединения биогенного происхождения. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. — С. 143—152.
142. Мережко А.И., Лукина Л.Ф., Пасичный А.П. Контроль качества воды по функциональным показателям высших водных растений // Антропогенное еутрофирование природных вод: Тез. докл. Третьего Всесоюз. симпозиума. Москва, сент. 1983. — Черноголовка, 1983. — С. 61—63.
143. Мережко А.И., Пасичный А.П., Шокодько Т.И. и др. Эколого-физиологические основы использования высших водных растений в биомониторинге // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл., Иркутск, 19—22 сент. 1982 г. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. — С. 88—89.
144. Мережко А.И., Смирнова Н.Н. Адсорбирующая поверхность и интенсивность поглощения аминокислот придаточными корнями тростника обыкновенного // Биология внутр. вод. — 1977. — № 34. — С. 23—27.
145. Мережко А.И., Смирнова Н.Н., Горбик В.П. Формирование зарослей рогоза узколистного и функциональная активность его корневой системы // Гидробиол. журн. — 1979. — 14, № 1. — С. 20—25.
146. Мережко А.И., Смирнова Н.Н., Горбик В.П. Продуктивность и функциональная активность корневой системы высших водных растений // Там же. — 1980. — 16, № 5. — С. 127.
147. Мережко А.И., Шиян П.Н. Источники углерода для фотосинтеза погруженных водных растений // Там же. — 1974. — 10, № 1. — С. 103—115.
148. Мережко А.И., Шокодько Т.И. Влияние различных концентраций ДДТ на высшие водные растения // Биология внутр. вод. — 1980. — № 47. — С. 20—24.
149. Мережко А.И., Шокодько Т.И. Роль высшей водной растительности в процессах самоочищения водоемов от хлороорганических пестицидов // Гидробиол. журн. — 1980. — 16, № 4. — С. 113—114.
150. Мережко А.И., Шокодько Т.И., Смирнова Н.Н. и др. Реакция корней *Phragmites communis* Trin. на воздействие ДДТ и ГХЦГ // Там же. — 1978. — 14, № 4. — С. 114—115.
151. Мережко А.И., Якубовский К.Б., Шиян П.Н. Изменение некоторых физиолого-биохимических показателей у *Phragmites communis* Trin. при различном минеральном питании в условиях опыта // Там же. — 1974. — 10, № 3. — С. 90—93.
152. Метейко Т.Я. Метаболиты высших водных растений и их роль в гидробиоценозах // Там же. — 1981. — 17, № 4. — С. 3—14.
153. Метейко Т.Я., Мережко А.И., Смирнова Н.Н. Влияние экстрактов высших водных растений на проницаемость протоплазмы и движение хлоропластов элодеи // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям: Тез. докл., Борок, 7—9 сент. 1977 г. — Борок: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1977. — С. 127—128.
154. Минаева Е.Н. Испарение с дикой растительности и водный баланс долины р. Мургаб // Изв. АН СССР. Сер. геогр. — 1966. — № 1. — С. 41—49.
155. Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. — С. 5—30.
156. Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. — М.: Наука, 1981. — 196 с.
157. Молотковский Ю.И. Водный режим растений низовий р. Вахш // Водный обмен в основных типах растительности СССР как элемента круговорота веществ и энергии. — Новосибирск: Наука, 1975. — С. 175—182.
158. Морозов Н.В., Петрова Р.Б., Петров Г.Н. Роль высшей водной растительности в самоочищении рек от нефтяного загрязнения // Гидробиол. журн. — 1969. — 5, № 4. — С. 73—79.
159. Морозов Н.В., Телитченко М.М. Ускорение очищения поверхностных вод от нефти и нефтепродуктов вселением в них макрофитов // Вод. ресурсы. — 1977. — № 6. — С. 120—131.
160. Мязметс А.А. Изменения высшей водной растительности // Антропогенное воздействие на малые озера. — Л.: Наука, 1980. — С. 77—85.
161. Насыров Ю.С. Фотосинтез растений вертикальных поясов Таджикистана и пути повышения его продуктивности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Душанбе, 1966. — 45 с.
162. Назраш А.К., Бондаренко А.С. Альгидная активность водных и прибрежных растений в отношении культуры синезеленой водоросли *Anabaena flos-aquae* // Экология и физиология синезеленых водорослей. — М.; М.: Наука, 1965. — С. 227—230.
163. Никаноров А.М., Жулидов А.В. Биомониторинг исторического прошлого загрязнения рек свинцом на основе изучения аккумуляции металла в растениях // Докл. АН СССР. — 1981. — 258, № 4. — С. 1019—1021.
164. Николаев В.Н. О причинах ускорения окисления нефти микроорганизмами в присутствии водных растений // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям: Тез. докл., Борок, сент., 1977. — Борок: Наука, 1977. — С. 131—133.
165. Николаевский В.Г. Особенности анатомического строения стелющихся стеблей тростника (*Phragmites communis* Trin.) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1962а. — № 2. — С. 123—127.
166. Николаевский В.Г. Особенности анатомической будови листа очерету звичайного (*Phragmites communis* Trin.), що зростає на засоленних ґрунтах // Укр. ботан. журн. — 1962. — 19, № 6. — С. 77—81.
167. Николаевский В.С. Биомониторинг, его значение и роль в системе экологического мониторинга и охраны окружающей среды // Методология и философские проблемы биологии. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 341—354.
168. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
169. Оксиков О.П., Олейник Г.Н., Якушин В.М. Возможность применения биоплато для улучшения качества воды при разложении синезеленых водорослей // Гидробиол. журн. — 1979. — 15, № 5. — С. 49—52.
170. Окунцов М.М., Левцова О.П. Влияние меди на водный режим и засухоустойчивость растений // Докл. АН СССР. — 1952. — 82, № 4. — С. 649—651.
171. Олейник Г.Н., Якушин В.М. Изучение деструкции органического вещества высших водных растений на лабораторных моделях водотоков // Гидробиол. журн. — 1985. — 21, № 1. — С. 20—27.
172. Опарин А.И. Возникновение жизни на Земле. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. — 458 с.
173. Ореховский А.Р., Шаговенко П.И. Эффективность плавучих биофильтров из полупогруженных растений в зависимости от особенностей их формирования // Вод. ресурсы. — 1983. — № 2. — С. 132—140.
174. Папелаяева Н.О. Экологические особенности ассимиляционного аппарата некоторых пресноводных гидрофитов // Продуктивное использование дикорастущих и культурных растений. — Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1983. — С. 95—114.
175. Пахомова Г.И., Безуглов В.К. Водный режим растений. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1980. — 252 с.
176. Пашкевич В.Ю., Юдин Д.С. Водные растения и жизнь животных. — Новосибирск: Наука, 1978. — 128 с.
177. Перес Эйрис М., Романенко В.И. Потребление эйхорнией *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. анионов карбоната через корневую систему // Биология внутр. вод. — 1980. — № 48. — С. 16—18.
178. Петрова И.А. Высшая водная растительность озер Южного Урала с различной степенью минерализации // Гидробиол. журн. — 1978. — 14, № 5. — С. 12—18.

179. Пискунов Л.И. К вопросу о коэффициентах накопления педотропных радионуклидов в пресноводных растениях. — Свердловск, Рукоп. деп. в ВИНТИ, № 2528—83. — 1983. — 8 с.
180. Пискунов Л.И., Вознесенская Г.И. Об одном параметре накопления радионуклидов в пресноводных растениях // Докл. АН СССР. — 1976. — 230, № 3. — С. 741—744.
181. Пискунов Л.И., Гуцин В.М. О постоянстве соотношения функции накопления стронция-90 и цезия-137 в пресноводных макрофитах // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям : Тез. докл., Борок, 7—9 нояб. 1977 г. — Борок, 1977. — С. 135—137.
182. Пискунов Л.И., Куликов Н.В., Левина А.И. О математической модели накопления осколочных радионуклидов пресноводными растениями // Проблемы радиоэкологии водных организмов. — Свердловск : УНЦ АН УССР, 1971. — С. 212—217.
183. Пискунов Л.И., Трейгер С.И. О подобии экспериментальной модели и природных условий в накоплении стронция-90 пресноводными растениями // Радиобиология. — 1980. — 20, вып. 1. — С. 90—93.
184. Покроевская Т.Н. Экологические условия фотосинтеза литоральных гидрофитов // Антропогенное евтрофирование озер. — Мл. : Наука, 1976. — С. 17—44.
185. Покроевская Т.Н., Миронова Н.Я., Шилькрат Г.С. Макрофитные озера и их евтрофирование. — М. : Наука, 1983. — 152 с.
186. Поликарпов Г.Г. О роли живого вещества в гидросфере // Взаимодействие между водой и живым веществом. — М. : Наука, 1979. — Т. 1. — С. 3—20.
187. Поликарпов Г.Г. Экологические основы охраны гидросферы от антропогенных воздействий // Гидробиол. журн. — 1981. — 17, № 6. — С. 3—10.
188. Поляков П.П. Прибрежно-водная растительность оз. Зайсан // Вестн. АН КазССР. — 1947. — № 1/2 (22/23). — С. 69—74.
189. Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Абиотическое опыление // Жизнь растений : Известковые растения. — М. : Просвещение, 1980. — Т. 5, ч. 1. — С. 68—73.
190. Потапов А.А., Брызгалов В.А., Косменко Л.С. Принципы и методы структурно-функционального состояния водных экосистем // Антропогенное евтрофирование природных вод. — Черноголовка, 1983. — С. 59—61.
191. Потапов А.А. Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов // Успехи соврем. биологии. — 1950. — 29, вып. 3. — С. 429—441.
192. Потапов А.А. Фотосинтез погруженных растений в связи с зарастанием Цимлянского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1956. — Т. 7. — С. 52—66.
193. Потапов А.А. Борьба с высшей водной растительностью на водохранилищах методом выкашивания и с помощью гербицидов // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. — 1960. — № 8/9. — С. 14—16.
194. Потульничий П.М. Эволюция жизненных форм водных высших растений // IV Моск. совещ. по филогении растений. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1971. — С. 34—39.
195. Потульничий П.М., Погребенник В.П., Кучерява Л.Ф. Экологічна типологія макрофітів // Укр. ботан. журн. — 1973. — 30, № 5. — С. 584—590.
196. Пружина Е.Г. Пластидный аппарат некоторых летневегетирующих травянистых видов лесостепной дубравы // Вопрос экологической анатомии и физиологии растений. — Л. : Наука, 1978. — С. 100—104.
197. Рабинович Е.И. Фотосинтез. — М. : Изд-во иностр. лит., 1951. — Т. 1. — 648 с.
198. Работное Т.А. Фитоденология. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 291 с.
199. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М. : Сельхозгиз, 1938. — 620 с.
200. Располов И.М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера // Микробиология и первичная продукция Онежского озера. — Л. : Наука, 1973. — С. 123—142.
201. Располов И.М. О некоторых понятиях гидробиологии // Гидробиол. журн. — 1978. — 14, № 3. — С. 20—26.
202. Располов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. — Л. : Наука, 1985. — 199 с.
203. Ратнер Е.И., Колосов И.И., Ухина С.Ф. и др. Об усвоении растениями аминокислот в качестве источника азота // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1956. — Вып. 6. — С. 64—83.
204. Рахманина К.П., Молотковский Ю.И. Водный режим *Phragmites australis* в Южном Таджикистане // Экология. — 1979. — № 5. — С. 22—32.
205. Рубин Б.А. Физиология растений. — М. : Высш. шк., 1976. — 576 с.
206. Рубин Б.А., Ладыхина М.Е. Физиология и биохимия дыхания растений. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1974. — 511 с.
207. Рубин Б.А., Логинова Л.Н. Особенности дыхания водных и полупогруженных растений // Успехи соврем. биологии. — 1963. — 55, вып. 3. — С. 465—480.
208. Рубин Б.А., Логинова Л.Н. Завершающие этапы окисления в листьях полупогруженных растений // Биохимия. — 1965. — 30, вып. 4. — С. 681—686.
209. Рубин Б.А., Озерничковская О.П. Участие анатомического окисления в дыхании высших растений // Успехи соврем. биологии. — 1959. — 67, вып. 1. — С. 64—78.
210. Рубин Б.А., Ротцин А.М. Особенности дыхания срезов корневищ кубышки // Физиология растений. — 1967. — 14, № 6. — С. 1042—1047.
211. Самуилов Ф.Д. Водный обмен и состояние воды в растениях. — Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1972. — 282 с.
212. Сапожников Д.И. Эволюция фотосинтеза у низших организмов // Микробиология. — 1951. — 20, № 5. — С. 438—451.
213. Сапожников Д.И., Кутюрин В.М., Маслова Т.Г. и др. О кислородном обмене ксантофиллов в связи с их ролью в процессе фотосинтеза растений // Докл. АН СССР. — 1967. — 175, № 5. — С. 1182—1185.
214. Свердлов Б.С., Рокшевская А.В., Бухолдин А.А. и др. Использование макрофитов для интенсификации биологической очистки ливневых вод // Самоочищение и биоиндикация загрязненных вод. — М. : Наука, 1980. — С. 98—101.
215. Семин В.А., Фрейндлих А.В. Макрофиты как индикаторы закисления и изменения трофности водоемов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1983. — № 7. — С. 68—74.
216. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. — М. : Высш. шк., 1962. — 378 с.
217. Сидоренко В.М., Величко И.М., Нозак А.П. Перифитон как фактор формирования гидрохимического режима в зарослях высших водных растений // Гидробиол. журн. — 1984. — 20, № 3. — С. 101—103.
218. Слейчер Р. Водный режим растений. — М. : Мир, 1970. — 366 с.
219. Смирнова Н.Н. Влияние экзогенных аминокислот на продуктивность высших водных растений // Гидробиол. журн. — 1975. — 2, № 4. — С. 47—53.
220. Смирнова Н.Н. Влияние аминокислот на содержание ассимилирующих пигментов и фотосинтез *Phragmites communis* Trin. // Там же. — 1976а. — 12, № 4. — С. 89—92.
221. Смирнова Н.Н. Аминокислоты как фактор питания некоторых высших водных растений // Формирование и контроль качества поверхностных вод. — Киев : Наук. думка, 1976 б. — С. 143—148.
222. Смирнова Н.М. Поглинання амінокислот деякими вищими водними рослинами // Гідробіологічні дослідження водойм України. — К. : Наук. думка, 1976в. — С. 125—126.
223. Смирнова Н.Н. Поглощение высшими водными растениями экзогенных аминокислот и их роль в продукционных процессах растений // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям : Тез. докладов, Борок, 7—9 сент. 1977 г. — Борок, 1977. — С. 141—142.

224. *Смирнова Н.Н.* Влияние экзогенных аминокислот на физиолого-биохимические процессы у некоторых высших водных растений : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1978. — 22 с.
225. *Смирнова Н.Н.* Эколого-физиологические особенности корневой системы прибрежно-водных растений // Гидробиол. журн. — 1980. — 16, № 3. — С.60-72.
226. *Смирнова Н.Н.* Особенности миграции микроэлементов в моно- и полидоминантных зарослях высших водных растений // Проблемы экологии Прибайкалья : Генет., физиол. и биохим. аспекты экол. мониторинга. — Иркутск, 1982. — Вып. 5. — С. 114-115.
227. *Смирнова Н.Н.* Макрофиты и их роль в процессах седиментации и транзита веществ из воды в донные отложения // Взаимодействие между водой и седиментами в озерах и водохранилищах. — Л. : Наука, 1984. — С. 133-139.
228. *Смирнова Н.Н.* Аккумулирующая способность высших водных растений устьевых областей рек Северо-Западного Причерноморья // Гидробиология Дуная и лиманов Северо-Западного Причерноморья. — Киев : Наук. думка, 1986. — С. 133-151.
229. *Смирнова Н.Н., Клоков В.М., Цалпина Е.Н.* К вопросу об участии высших водных растений в процессах формирования качества воды пресных водоемов // Круговорот вещества и энергии в экосистемах : Тез. докл., Иркутск, 2-4 сент. 1981. — Иркутск, 1981. — Вып. 7. — С. 44-45.
230. *Снегиревская Н.С.* Порядок нимфейные (Nymphaeales) // Жизнь растений : Цветковые растения. — М. : Просвещение, 1980. — Т. 5, ч. 1. — С.182-190.
231. *Соколова Е.Б.* Донная фауна и особенности ее формирования в малых водохранилищах бассейна верхней Волги // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1971. — 76, № 3. — С. 46-58.
232. *Солопов А.В., Корзанов А.С.* Непродуктивные потери воды на испарение в бассейнах рек с развитым орошаемым земледелием и методы их учета (на примере бассейна р. Сырдарья) // Тр. ГГИ. — 1975. — Вып. 229. — С.210-217.
233. *Стом Д.И.* Фитотоксичность и механизм детоксикации фенолов водными растениями : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Киев, 1982. — 48 с.
234. *Стом Д.И., Тимофеева С.С., Белых Л.И. и др.* Роль харовых водорослей и других водных растений в процессах деструкции фенольных соединений // Вод. ресурсы. — 1978. — № 4. — С. 105-111.
235. *Таубаев Т.* Флора и растительность водоемов Средней Азии и их использование в народном хозяйстве. — Ташкент : Фан, 1970. — 490 с.
236. *Таубаев Т., Абдиев М.* Об изучении рясок в природе и в культуре // Культивирование водорослей и высших водных растений в Узбекистане. — Ташкент : Фан, 1971. — С. 92-98.
237. *Тахтаджян А.Л.* Вопросы эволюционной морфологии. — Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. — 212 с.
238. *Тимофеева С.С., Винниченко Э.В.* Биодеструкция 1-С¹⁴ — фенола макрофитами // Проблемы экологии Прибайкалья : Тез. докл., Иркутск, 19-22 окт. 1982 г. — Иркутск, 1982. — С. 119-120.
239. *Тимофеева С.С., Меньшикова О.А., Жгунова Л.В.* Элиминирование цианидов из водных растворов макрофитами // Там же. — С. 121-122.
240. *Тимофеева С.С.* Молекулярно-биохимические подходы к оценке взаимодействия ксенобиотики-гидрофиты // Влияние фенольных соединений на гидробионтов. — Иркутск : Наука, 1981. — С. 3-10.
241. *Тимофеева С.С., Стом Д.И., Белых Л.И. и др.* Деструкционная активность высших водных растений по отношению к фенольным соединениям // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям : Тез. докл. Борок, 7-9 сент. 1977 г. — Борок, 1977. — С. 145-146.
242. *Титова А.А.* О накоплении гербицида 2,4-Д некоторыми высшими водными растениями // Гидробиол. журн. — 1978. — 14, № 4. — С. 110-111.
243. *Топачевский О.В.* Еволюція живлення і первинні водоростеві організми // Укр. ботан. журн. — 1953. — 10, № 3. — С. 26-34.
244. *Трапезников А.В., Трапезников В.Н.* О накоплении ⁶⁰Со пресноводными растениями в природных условиях // Экология. — 1979. — № 2. — С.104-106.
245. *Трапезников А.В., Чеботина М.Я., Трапезникова В.Н. и др.* Влияние подогрева воды на накопление ⁶⁰Со, ⁹⁰Sr, ¹³⁷Ce, Са и К // Экология. — 1983. — № 4. — С. 68-70.
246. *Тутаюк В.* Почему плавают лист кувшинки ? // Наука и жизнь. — 1966. — № 8. — С. 162.
247. *Урываев В.А.* Экспериментальные гидрологические исследования на Валдае. — Л. : Гидрометеиздат, 1953. — 232 с.
248. *Федоров В.Д.* Физиологические особенности бактериального фотосинтеза // Биология автотрофных организмов. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1966. — С. 124-130.
249. *Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 430 с.
250. *Федченко Б.А.* Высшие растения // Жизнь пресных вод. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — Т. 2. — С. 311-338.
251. *Фельдман М.В., Нахшина Е.П.* Микроэлементы в воде и донных отложениях // Киевское водохранилище. Гидрохимия, биология, продуктивность. — Киев : Наук. думка, 1972. — С. 110-134.
252. *Форш Л.Ф.* Испарение и транспирация тростника в дельте р. Амударьи // Тр. Лаб. озеровед. Ленингр. ун-та. — 1957. — 4, С. 35-170.
253. *Хайлов К.М.* Экологический метаболизм в море. — Киев : Наук. думка, 1971. — 251 с.
254. *Хайлов К.М., Бурлакова З.П.* Включение растворенных органических метаболитов в питание водорослей // Биохимическая трофодинамика в морских и прибрежных экосистемах. — Киев : Наук. думка, 1974. — С. 28-65.
255. *Хит О.* Фотосинтез : Физиологические аспекты. — М. : Мир, 1972. — 315 с.
256. *Хромов В.М., Радченко Л.Г., Быкова Н.И. и др.* Влияние высшей водной растительности на формирование гидрохимического режима и качества воды питьевого водохранилища // Круговорот вещества и энергии в водоемах : Тез. докл. к 5-му Всесоюз. лимнол. совещ., Листвничное на Байкале, 2-4 сент. 1981 г. — Иркутск, 1981. — Вып. 5. — С. 155-157.
257. *Чашухин В.А.* Экологические особенности газового режима корневищ тростника обыкновенного // Экология. — 1979. — № 1. — С. 89-91.
258. *Чеботина М.Я., Любимова С.А.* Зависимость сорбции радионуклидов пресноводными растениями от pH среды // Гидробиол. журн. — 1981. — 17, № 5. — С. 101-105.
259. *Чеботина М.Я., Ягов А.П.* О кинетике обмена ⁹⁰Sr между элодеей и водной средой // Экология. — 1979. — № 5. — С. 80-81.
60. *Чернов И.А., Крайнова Н.Н., Пех С.М. и др.* Обеспечение двуокисью углерода фотосинтетического аппарата клеток хлореллы при фотосинтезе // Биол. науки. — 1977. — 9, № 5. — С. 109-114.
261. *Чиркова Т.В.* Пути обеспечения корневых систем кислородом // Сельскохозяйств. биология. — 1968. — 3, № 3. — С. 350-355.
262. *Чиркова Т.В., Солдатенков С.В.* Пути передвижения кислорода из листьев в корни, находящиеся в анаэробных условиях // Физиология растений. — 1965. — 12, вып. 2. — С. 216-225.
263. *Чиркова Т.В., Хазова И.В.* Дыхательный метаболизм *Glyceria aquatica* Wahlb. в условиях полного или частичного затопления // Вестн. Ленингр. ун-та. — 1973. — № 21. — С. 95-101.

264. Шаларь В.М., Могильдя В.М., Кумизия А.Г. и др. Выращивание высших водных растений и водорослей на средах со сточной водой животноводческих комплексов // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. — 1983. — № 6. — С. 9—13.
265. Шаларь В.М., Шабанова Г.А. Изменение растительности Кучурганского лимана под влиянием антропогенных факторов // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям : Тез. докл., Борок, 7—9 нояб. 1977 г. Борок, 1977. — С. 98—100.
266. Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дубыня Д.В. Актуальные аспекты изучения высшей водной флоры и растительности в СССР // VII съезд Укр. ботан. о-ва : Тез. докл., Ялта, апр. 1982 г. — Киев : Наук. думка. — 1982. — С. 259.
267. Шенников А.П. Экология растений. — М. : Сов. наука, 1950. — 375 г.
268. Шехов А.Г. Влияние сроков выкоса на возобновление зарослей тростника и рогоза // Гидробиол. журн. — 1974а. — 10, № 3. — С. 61—65.
269. Шехов А.Г. Воздействие осолонения на гидромакрофиты кубанских лиманов // Экология. — 1974б. — № 5. — С. 62—67.
270. Шиян П.Н., Мережко А.И. Влияние концентрации водородных ионов на фотосинтез и метаболизм радиоуглерода у водных растений // Гидробиол. журн. — 1972. — 8, № 2. — С. 34—41.
271. Шокодько Т.И., Мережко А.И. Влияние pH среды и содержания CO₂ на дневную динамику интенсивности фотосинтеза рдеста пронзеннолистного // Высш. вод. и прибреж.-вод. растения : Тез. докл., Борок, 7—9 сент. 1977. — Киев : Наук. думка, 1977а. — С. 69—71.
272. Шокодько Т.И., Мережко А.И. Воздействие хлорорганических пестицидов на активность фотосинтетического аппарата водных растений // Первая Всес. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям : Тез. докл., Борок, 7—9 сент. 1977 г. — Борок, 1977б. — С. 152—153.
273. Шокодько Т.И., Мережко А.И., Ляшенко А.Н. Влияние ДДТ и ГХЦГ на ассимиляцию и отток ¹⁴C у Phragmites communis Trin. // Гидробиол. журн. — 1978. — 14, № 4. — С. 105—109.
274. Шульгин И.А., Верболова М.И. Об оптических свойствах листьев водных растений // Научн. докл. высш. шк. — 1980. — 4. — С. 34—39.
275. Шутов Д.М. Ассимиляция водных растений и активная реакция среды // Учен. зап. Саратов. ун-та. — 1926. — 5, вып. 2. — С. 3—12.
276. Экзерцева В.В. Продуктивность сообществ манника водного на Ивановском водохранилище // Комплексное исследование водохранилищ. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1971. — Вып. 1. — С. 242—247.
277. Эсау К. Анатомия растений. — М. : Мир, 1969. — 564 с.
278. Якубовский К.Б., Мережко А.И., Малиновская М.В. Исследование газового обмена и продуктивности у высших водных растений // Круговорот веществ и энергии в водоемах : Элементы биотич. круговорота : Тез. докл. Листвничное на Байкале, 2—4 сент. 1981 г. — Иркутск, 1981. — С. 85—88.
279. Якушев Б.И. Энергетика транспирации растений // Докл. АН БССР. — 1976. — 20, № 2. — С. 172—173.
280. Ayadi A., Demuyter P., Thellier M. Interpretation electrocinétique des interactions compétitives réciproques K⁺/Rb⁺ lors de l'absorption de ces ions par la Lemna minor // C.r. Acad. Sci. D. — 1971. — 273, N 1. — 67—70.
281. Ayadi A., Thellier M. Formulation electrocinétique de l'effet de régulation par le calcium de l'absorption du rubidium chez la Lemna minor // Ibid. — 1970. — 271, N 15. — P. 1280—1283.
282. Allsopp A. Investigations on Marsilea. 3. The effect of various sugars on development and morphology // Ann. Bot. — 1953. — 17. — P. 31—38.
283. Althaus H. Biologische Abwasserreinigung mit Flechtbinsen // Sonderdruck aus GWF "Das Gas — und Wasserfach", 107 Jahrgang, 1966. — N 18. — S. 486—488.
284. Arens K. Zur Kenntnis der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen // Planta. — 1930. — 10. — S. 814—816.
285. Arisz W.H. Absorption and transport by the tentacles of Drosera capensis. 5. Influence on the transport of substances inhibiting enzymatic process // Acta Bot. neer. — 1953. — 2. — P. 74.
286. Arisz W.H. Schreuder the path of salt transport in Vallisneria leaves // Proc. Kon. ned. acad. wetensch. — Amsterdam, 1956. — 59. — P. 454—460.
287. Arisz W.H. Simpasmatischer Salz transport in Vallisneria-Blättarn // Protoplasma. — 1960. — 52. — P. 5—26.
288. Arisz W.H., Sol H.H. Influence of light and sucrose on the uptake and transport of chloride in Vallisneria leaves // Acta Bot. neer. — 1956. — 5, N 3. — P. 218—246.
289. Ascencio J. Mecanismos fotosintéticos en plantas con fotosíntesis intermedia C₃-C₄ y en plantas acuáticas // Rev. Fac. agron. Univ. cent. Venez. — 1982. — 2, N 3/4. — P. 267—282.
290. Atri F.R. Beitrag aquatischer Makrophyten zur Wasserreinigung // Haustechn., Bauphys., Umwelttechn. — 1983. — 104, N 4. — S. 200—201.
291. Baker A.I.M. Accumulators and excluders — strategies in the response of plants to heavy metals // J. Plant. Nutr. — 1981. — 3, N 1/4. — P. 643—654.
292. Bastardo Héctor. The chlorophyll a : phaeopigment ratio as an indicator of the process of decomposition in some freshwater plants // Acta biol. venez. — 1980. — 10, N 3. — P. 241—253.
293. Boldor O., Popescu J., Vlădeanu G. et al. Influenta intensitatii si compozitiei spectrale a luminii asupra fotosintezei plantelor acvatice submerse // An. Univ. Bucuresti. Biol. — 1983. — 32. — P. 83—91.
294. Borstlap A.C. Antagonisms between amino acids in the growth of Spirodela polyrrhiza due to competitive amino acid uptake // Acta bot. neer. — 1974. — 23, N 5/6. — P. 723—738.
295. Bray J.R. Estimates of energy budget for a Typha (cattail) Marsh // Science. — 1962. — 136. — P. 1119—1120.
296. Burian K. Primary production, carbon dioxide exchange and transpiration in Phragmites communis Trin. on the lake Neusiedler See Austria // Hidrobiologia (RSR). — 1971. — 12. — P. 203—218.
297. Calvin M. Free radicals in photosynthetic system // Rev. Mod. Phys. — 1959. — 31. — P. 157—161.
298. Conway V.M. Aeration and plant growth in wet soils // Bot. Rev. — 1940. — 6, N 4. — P. 149—163.
299. Coult D.A. Observation on gas movement in the rhizome of Menyanthes trifoliata L. with comments on the role of the endodermis // J. Exp. Bot. — 1954. — 15. — P. 205—202.
300. Czopek M. Studies on the external factors inducing the formation of turions in Spirodella polyrrhiza (L.) Schleiden // Acta Soc. bot. pol. — 1963. — 32. — P. 199—211.
301. Dabydeen S., Leavitt J.R.C. Absorption and effect of simazine and atrazine on Elyda canadensis // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. — 1981. — 26, N 5. — P. 381—385.
302. Dacey J.W.H. Pressurized ventilation in the yellow waterlily // Ecology. — 1981. — 62, N 5. — P. 1137—1147.
303. Dacey J.W.H. How aquatic plants ventilate // Oceanus. — 1981. — 24, N 2. — P. 43—51.
304. Dacey J.W.H., Klug M.J. Tracer studies of gas circulation in Nuphar: ¹⁸O₂ and ¹⁴CO₂ transport // Physiol. plant. — 1982. — 56, N 3. — P. 361—366.
305. Datko A., Mudd H. Uptake of amino acids and other organic compounds by Lemna paucicostata Hegeln. 6746 // Plant Physiol. — 1985. — 77, N 3. — P. 770—778.
306. De Groot Dave, Kennedy Robert A. Photosynthesis in Elodea canadensis Michx. Four-carbon acid synthesis // Ibid. — 1977. — 59, N 6. — P. 1133—1135.
307. Dykjavá D. Selective uptake of mineral ions and their concentration factors in aquatic higher plants // Folia geobot. et phytotaxon. — 1979. — 14. — P. 267—325.

308. *Dykyjová D., Kvet J.* Mineral nutrient economy in wetlands of the Trebon reserve, Czechoslovakia // *Wetlands : Ecology and Management Proc. of the First. Int. Wetlands Conf. New Delhi, India, Sept. 10-17. 1980. — Delhi, 1982. — C. 335-355.*
309. *Dykyjová D., Véber K., Pribaň K.* Productivity and Root shoot ratio of reeds-wamp species growing in outdoor hydroponic cultures // *Folia geobot. et phytotaxon. — 1971. — 6, N 2. — P. 233-254.*
310. *Dodd A., Bidwell R.* The effect of pH on the products of photosynthesis in CO₂ by chloroplast preparations from *Acetabularia mediterranea* // *Plant. Physiol. — 1971. — 47, N 5. — P. 779-783.*
311. *Dorgelo J., Koning K.* Avoidance of macrophytes and additional notes on avoidance of the shore by *Acanthidiaptomus denticornis* (Wierzejski, 1887) from Lake Pavin (Auvergne, France) // *Hydrobiol. Bull. — 1980. — 14. — P. 196-208.*
312. *Ferguson A.R.* Nitrogen metabolism of *Spirodela ligorrhiza*. III. Amino acids and the utilisation of nitrate // *Planta. — 1970. — 90, N 4. — P. 363-369.*
313. *Fiala K.* Growth and production of underground organs of *Typha angustifolia* L., *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. // *Pol. arch. hydrobiol. — 1973. — 20, N 1. — P. 59-66.*
314. *Filbin G.J., Hough R.A.* Specific leaf area, photosynthesis, and respiration in two sympatric *Nimphaeaceae* populations // *Aquat. Bot. — 1983. — 17, N 2. — P. 157-165.*
315. *Finlayson C.M., Chick A.J.* Testing the potential of aquatic plants to treat abattoir effluent // *Water Res. — 1983. — 17, N 4. — P. 415-422.*
316. *Fukarek F.* Pflanzengesellschaften als Bioindikatoren der Gewässergüte und Probleme des Wasserhaushalts in der DDR // *Leit. TSR. Aukst i mokykl. moksl. darb. Biol. — 1981. — 19. — C. 62-84.*
317. *Gamma H.* Zur Kenntnis der Saugkraft und des Grenzplasmolyse-Wertes der Submersen // *Protoplasma. — 1932. — 16. — S. 489-575.*
318. *Gessner F.* Hydrobotanik. — Berlin, 1955. — Bd 1. — 515 S.
319. *Gessner F.* Hydrobotanik. — Berlin, 1959. — Bd 2. — 701 S.
320. *Ghetti P.F.* Biological indicators of the quality of running waters // *Bull. zool. — 1980. — 47, N 3/4. — P. 381-390.*
321. *Gopal B., Kulshreshtha M.* Role aquatic macrophytes as reservoir of nutrients and their cycling // *Int. J. Ecol. and Environ. Sci. — 1980. — 6. — P. 145-152.*
322. *Gorham P.R.* Heterotrophic nutrition of seed plants with particular reference to *Lemna minor* L. // *Can. J. Res. Ser. C. — 1950. — 28. — P. 356-381.*
323. *Hatch M.D., Slack C.R.* Photosynthetic CO₂ — fixation pathways // *Annu. Rev. Plant. Phys. — 1970. — 21. — P. 141.*
324. *Haupt W.* Light-mediated movement of chloroplasts // *Ibid. — 1982. — 33. — P. 205-233.*
325. *Hejny S.* Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in der Slowakischen Tiefebene. — Bratislava, 1960. — 489 S.
326. *Helder R.J., Boerma J., Zanstra P.E.* Uptake pattern of carbon dioxide and bicarbonate by leaves of *Potamogeton lucens* L. // *Proc. Kon. ned. acad. Wetensch. C. — 1980. — 83, N 2. — P. 151-166.*
327. *Helder R.J., Zanstra P.E.* Changes of the pH at the upper and lower surface of bicarbonate assimilating leaves of *Potamogeton lucens* L. // *Ibid. — 1977. — 80, N 5. — P. 421-436.*
328. *Holaday A.S., Bowes G.* C₄ acid metabolism and dark CO₂ fixation in a submersed aquatic macrophyte (*Hydrilla verticillata*) // *Plant Physiol. — 1980. — 65, N 2. — P. 331-335.*
329. *Hough R.A., Wetzel R.G.* Photosynthetic pathways of some aquatic plants // *Aquat. Bot. — 1977. — 3, N 4. — P. 97-313.*
330. *Hurghisiu J.* Substanțele impurificatoare din apă și depozitele lacustre ale deltei Dunării, a avandetei și acumularea ion în stuf (*Phragmites communis* Trin.) // *Hydrobiologia (RSR). — 1980. — 16. — P. 301-306.*
331. *Husák S.* Destructive control of stands of *Phragmites communis* and *Typha angustifolia* and its effects on shoot production followed for three seasons // *Littoral of the Nesyt Fishpond. Ecological Studies / Ed. J. Květ. — Praha : Academia, 1973. — P. 89-91.*
332. *Ikusima I.* Ecological studies on the productivity of aquatic plant communities II // *Bot. Mag. Tokyo. — 1966. — 19, N 931. — P. 7-19.*
333. *Jörg W., Weise G.* Zum Bioindikationswert submerser Makrophyten und zur Rückhaltung von Wasserinhaltestoffen durch Unterwasserpflanzen in langsam fließenden Gewässern // *Acta hydrochim. et hydrobiol. — 1979. — 7, N 1. — S. 43-76.*
334. *Kadono Yasuro.* Photosynthetic carbon sources in some Potamogeton species // *Bot. Mag. Tokyo. — 1980. — 93, N 1031. — P. 185-194.*
335. *Kimmel J.C., Carpenter S.R.* Effects of mechanical harvesting on *Myriophyllum spicatum* L., regrowth and carbohydrate allocation to roots and shoots // *Aquat. Bot. — 1981. — 11, N 2. — P. 121-127.*
336. *Kvet J.* Mineral nutrients in shoots of reed (*Phragmites communis* Trin.) // *Pol. arch. hydrobiol. — 1973. — 20, N 1. — P. 137-147.*
337. *Kondo Takao.* Phase shifts of potassium uptake rhythm in *Lemna gibba* G3 due to light dark or temperature pulses // *Plant and Cell Physiol. — 1983. — 24, N 4. — P. 659-665.*
338. *Laing H.E.* The respiration of the rhizomes of *Nuphar advenum* and other water plants // *Amer. J. Bot. — 1941. — 27. — P. 574-581.*
339. *Licht H.* Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. 1. Einführung, Definition und Wachstumspanalysen // *Qual. plant. et mater. veg. — 1965. — 12, N 3. — S. 241-261.*
340. *Lidforss B.* Die Wintergrün Flora // *Univ. Arss Kr. (N.F.) — 1907. — 2. — S. 1-76.*
341. *Loppert H.* Energy coupling for membrane hyperpolarizations in *Lebna*: evidence against an ATP-fueled electrogenic pump as the exclusive mechanism // *Planta. — 1981. — 151, N 3. — P. 293-297.*
342. *Lucas W.* Plasmolemma transport of OH⁻ in *Chara corallina* // *Plant Physiol. — 1980. — 60, N 12. — P. 46-50.*
343. *Lucas W.* Photosynthetic assimilation of exogenous HCO₃⁻ by aquatic plants // *Annu. Rev. Plant. Physiol. — 1983. — 34. — P. 71-104.*
344. *Madsen Tom Vindbaek.* Resistance to CO₂-fixation in the submerged aquatic macrophyte *Callitriche stagnalis* Scop. // *J. Exp. Bot. — 1984. — 35, N 152. — P. 338-347.*
345. *Mazzella L., Mauzerall D., Aiberte R.S.* Photosynthetic light adaptation features of *Zostera marina* L. (eelgrass) // *Biol. Bull. — 1980. — 150, N 2. — P. 500.*
346. *McCracken U.D., Adams M.S., Titus J., Stone W.* Diurnal course of photosynthesis in *Myriophyllum spicatum* and *Oedogonium* // *Oikos. — 1975. — 26, N 3. — P. 335-361.*
347. *Meyer B.S., Bell F., Thompson L., Clay E.* Photosynthesis in submersed vascular aquatics // *Ecology. — 1943. — 24, N 3. — P. 11-14.*
348. *Meriaux Jean-Luc.* L'utilisation des macrophytes et des phytocotnoses aquatiques comme indicateurs de la qualité des eaux // *Natur. belg. — 1982. — 63, N 1/2. — P. 12-28.*
349. *Miyata Hisao, Yamamoto Yukio.* Rhythmus in respiratory metabolism of *Lemna gibba* G₃ under continuous illumination // *Plant and Cell. Physiol. — 1969. — 10, N 4. — P. 875-889.*
350. *Moder A.* Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea Blattes* // *Protoplasma. — 1932. — 16. — S. 1-55.*
351. *Monéger R., Jacques R.* Action de radiations oligochromatiques sur les teneurs en caroténoides des frondes étioilées de *Spirodela polyrrhiza* Schleid // *C. r. Acad. sci. B. — 1968. — 267, N 3. — P. 313-316.*
352. *Moore P.* Photosynthetic pathways in aquatic plants // *Nature. — 1983. — 304, N 5924. — P. 310.*

353. Mortimer D.C., Czuba M. Structural damage to leaf chloroplasts of *Elodea densa* caused by methylmercury accumulated from water // *Ecotoxicol. and Environ. Safety*. — 1982. — 6, N 2. — P. 193–195.
354. Mozella L., Mauzerall D., Alberte R.S. Photosynthetic light adaptation features of *Zostera marina* L. (eelgrass) // *Biol. Bull.* — 1980. — 159, N 2. — P. 500.
355. Nissen P., Benson A.A. Arsenic metabolism in freshwater and terrestrial plants // *Physiol. plant.* — 1982. — 54, N 4. — P. 446–450.
356. Nobel W., Mayer T., Kohler A. Submerse Wasserpflanzen als Testorganismen für Belastungsstoffe // *Z. Wasser- und Abwasser-Forsch.* — 1983. — 16, N 3. — S. 87–90.
357. Nümann W. Die Möglichkeiten der Gewässerreinigung mit höheren Pflanzen nach den Bishorigen Unterlegen // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.* — 1970. — 55, N 1. — S. 119–158.
358. O'Brien W. Use of aquatic macrophytes for waste-water treatment // *J. Environ. Eng. Div. Proc. Amer. Soc. Civ. Eng.* — 1981. — 107, N 4. — P. 681–698.
359. O'Brien M.C., Prendeville G.N. Effect of herbicides on cell membrane permeability in *Lemna minor* // *Weed Res.* — 1979. — 19, N 6. — P. 331–334.
360. Ondok J.P. Measurement of leaf area in *Phragmites communis* Trin. // *Photosynthetica*. — 1968. — 2, N 1. — P. 25–30.
361. Ondok J.P., Glaser J. Leaf photosynthesis and dark respiration in a sedge-grass marsh. 1. Model for mid-summer conditions // *Ibid.* — 1983. — 17, N 1. — P. 77–78.
362. Otto C., Svensson B.S. How do macrophytes growing in or close to water reduce their consumption by aquatic herbivores? // *Hydrobiologia*. — 1981. — 78, N 2. — P. 107–112.
363. Ower J., Crasswell C.F., Bate G.C. The effects of varying culture nitrogen and phosphorus levels on nutrient uptake and storage by the waterhyacinth *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms // *Ibid.* — 85, N 1. — 17–22.
364. Pokorny J., Rejmankova E. Oxygen regime in a fishpond with duckweeds (*Lemnaceae*) and *Ceratophyllum* // *Aquat. Bot.* — 1983. — 20, N 2. — P. 125–127.
365. Pramer D. The movement of chloromphenicol and streptomycin in broad bean and tomato plants // *Ann. bot. (London)*. — 1954. — 18. — P. 463–470.
366. Prins H.B.A., Snel J.F.H., Helder R.J., Zanstra P.E. Photosynthetic bicarbonate utilization in the aquatic angiosperms *Potamogeton* and *Elodea* // *Hydrobiol. Bull.* — 1979. — 13, N 2/3. — P. 106–111.
367. Prins H.B.A., Snel J.F.H., Zanstra P.E., Helder R.J. The mechanism of bicarbonate assimilation by the polar leaves of *Potamogeton* and *Elodea*. CO₂ concentrations at the leaf surface // *Plant. Cell and Environ.* — 1982. — 5, N 3. — P. 207–214.
368. Radoux M. Approche ecologique et experimentale des potentialités épuratrices du roseau commun: *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud // *Trib. CEBEDEAU*. — 1980. — 33, N 439/440. — P. 329–339.
369. Rattigan B.M., Brown B.T. Toxicity of soluble copper and other metal ions to *Elodea canadensis* // *Environ. Pollut.* — 1979. — 20, N 4. — P. 303–314.
370. Reichhoff L. Endangering of higher waterplant communities as a result of eutrophication of lakes // *Mem. zool.* — 1982. — 37. — P. 113–123.
371. Reid G.A., Martin D.F. Radioiron and phosphorus uptake by hydrilla // *J. Inorg. and Nucl. Chem.* — 1975. — 37. — N 11. — P. 2359–2362.
372. Reinhardt E., Burger G., Weise G. Zur Erkundung der phytotoxischen Wirkung von Zink, Kadmium und Kupfer auf *Elodea canadensis* Michx durch Erfassen der Deplasmolysezeit // *Acta hydrochim. et hydrobiol.* — 1980. — 8, N 2. — S. 149–160.
373. Riede W. Untersuchungen über Wasserpflanzen // *Flora W.P.* — Jena, 1920. — P. 14.
374. Ryan F. Isolation and characterization of photosynthetically active cells from submersed and floating leaves of the aquatic macrophyte *Potamogeton nodosus* Poir // *Plant and Cell Physiol.* — 1985. — 26, N 2. — P. 309–315.
375. Rychnovská M., Čermá K.J., Šmíd P. Water output in a stand of *Phragmites communis* Trin // *Acta Sci. Nat.* — 1980. — 14, N 2. — P. 3–32.
376. Rosenzweig M.L. Net primary production of terrestrial communities; prediction from climatological data // *Amer. Natur.* — 1968. — 102. — P. 67–74.
377. Rudescu R. Das Schilfrohr. Die Binnengewässer. — Stuttgart, 1974. — 302 p.
378. Rudescu R., Hurghisiu I. Polosirea aminoacizilor liberi în apă și namol în nutriția stufului (*Phragmites communis* Trin.) crescut în diferite condiții ecologice și modificarea acestora la nivelul unor organe ale plantei // *Hidrobiologia (RSR)*. — 1972. — 13. — P. 135–149.
379. Ruttner F. Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen // *Ost. bot. Z.* — 1947. — 94, N 1, 2. — S. 95.
380. Salvucci M.E., Bowes G. Photosynthetic leaves of *Myriophyllum brasiliense* // *Aquat. Bot.* — 1982. — 13, N 2. — P. 147–164.
381. Sand-Jensen K.P.C., Stokholm H. Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes // *Oikos*. — 1982. — 38, N 3. — P. 349–354.
382. Sapper I. Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen // *Planta*. — 1935. — 23. — S. 518–556.
383. Sasadhar J., Moñojita Ch. Glycolate metabolism of three submerged aquatic angiosperms: effect of heavy metals // *Aquat. Bot.* — 1981. — 11, N 1. — P. 67–77.
384. Satake K., Shimura S. Carbon dioxide assimilation from air and water by duckweed *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid // *Hydrobiologia (RSR)*. — 1983. — 107, N 1. — P. 51–55.
385. Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. — London, 1969. — 611 p.
386. Schmidt H. Das Schilf (*Phragmites communis*) Material zu einer Faktorenanalyse // *Prax. Naturwiss. Biol. II*. — 1983. — 32, N 7. — S. 202–214.
387. Seddon B. Aquatic macrophytes as limnological indicators // *Freshwater Biol.* — 1972. — 2, N 2. — P. 107–130.
388. Seidel K. Überraschende Möglichkeiten der Nutzung höherer Wasserpflanzen // *Mitt. M.-Planck-Ges. Förder. Wiss.* — 1974. — 9, N 6. — P. 479–499.
389. Sharma Kanta Prasad. Solar energy utilization efficiency of *Typha* wetland // *Curr. Sci. (India)*. — 1981. — 50, N 23. — P. 1033.
390. Shenk E. Quantitative studies a new method of measurement // *Acta bot. neer.* — 1972. — 21, N 3. — P. 231–234.
391. Smirnova N.N. Die Akkumulation von den biogenen Elementen und Schwermetallen durch die höheren Wasserpflanzen im Kiliadelta der Donau // 24 Arbeitstagung der IAD-Szentendre, 1984. — S. 179–182.
392. Smirnova N.N. Die Besonderheiten der Schwermetallanreicherung durch die höheren Wasserpflanzen in verschiedenen Durchflussbedingungen der Donau // 25 Arbeitstagung der IAD. — Bratislava, 1985. — S. 262–266.
393. Smit F.A., Walker N.A. Photosynthesis by aquatic plants: effects H₂CO₃ and to carbon isotopic discrimination // *New Phytol.* — 1980. — 86, N 3. — P. 245–259.
394. Sondergaard M., Wetzel R. Photorespiration and internal recycling of CO₂ in the submersed angiosperm *Scirpus subterminalis* // *Can. J. Bot.* — 1980. — 58, N 6. — P. 591–598.
395. Stiles W. The composition of the atmosphere (Oxygen content of air, water, soil, intracellular spaces, diffusion, carbon and oxygen tension) *Handb. Pflanzenphysiol.* — 1961. — 22, N 2. — P. 465.
396. Stocker O. Die Abhängigkeit der transpiration von den Umweltfaktoren // *Ibid.* — 1956. — N 3. — S. 436–488.
397. Szepanski O. Allelopathy and other factors controlling the macrophytes production // *Hydrobiologia (RSR)*. — 1971. — 12. — P. 193–197.
398. Tobin E.M. Light regulation of the synthesis of two major nuclear-coded chloroplast polypeptides in *Lemna gibba* // 5th Intern. Congr. Photosynth. — Halkidiki, 1980. — P. 577.

399. Tsuchiya T., Jwaki H. Seasonal changes in photosynthesis and primary production of a floating leaved plant *Trapa natans* L. Community in lake Kasumigaura Japan. // Jap. J. Ecol. — 1984* — 34, N 4. — P. 367—374.
400. Tümping B. Ermittlung des Saprobitätsgrades // Ausg. Meth. der Wasseruntersuchung. — 1970. — 11. — S. 1—10.
401. Van der Werff Madelijn, Pruyt Margreet J. Long-term effects of heavy metals on aquatic plants // Chemosphere. — 1982. — 11, N 8. — P. 727—739.
402. Van Thaik, Haller-William T., Bowes G. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants // Plant Physiol. — 1976. — 58, N 6. — P. 761—768.
403. Vermaak J.F., Swanepoel J.H., Schoonbee H.J. The phosphorus cycle in Germiston Lake. 4. The relationship between the absorption accumulation, and release of phosphorus and the metabolic rate and phosphorus contents of the tissues of *Potamogeton pectinatus* // Water S.A., 1983. — 9, N 4. — P. 155—158.
404. Walker J.M., Waygood E.R. Ecology of *Phragmites communis*: I. Photosynthesis of a single in situ // Can. J. Bot. — 1968. — 46, N 5. — P. 549—555.
405. Wattenhofer R. Utilisation de cultures de plantes pour le traitement des eaux usées // Bull. groupe 2002, Assoc. étude et promot. gestion, biol. milieu. — 1981. — 11. — P. 54—58.
406. Weaver C.J., Wetzel R.G. Carbonic anhydrase levels and internal lacunar CO₂ concentrations in aquatic macrophytes // Aquat. Bot. — 1980. — 8, N 2. — P. 173—186.
407. Wedge R.M., Burris J.E. Effect of light and temperature on duckweed photosynthesis // Ibid. — 1982. — 13, N 2. — P. 133—140.
408. Weice G., Mayer H.-G., Jorga W., Bahr I. Phosphoraufnahme durch *Potamogeton natans* and submerse Makrophyten in einem Fließgewässer—Laboratoriumsmodell // Acta hydrochim. et hydrobiol. — 1985. — 13, N 3. — S. 307—317.
409. Werden K., Heldt H. Accumulation of bicarbonate in intact chloroplasts following a pH gradient // BBA — Inform. — 1972.
410. Westlake D.E. Aquatic macrophytes and the oxygen balance of running water // Verh. Int. Vereinigung Limnol. — 1961. — 14. — P. 499—503.
411. Westlake D.F. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes // Memorie Inst. Ital. Hidrobiol. — 1965. — 18. — P. 32—38.
412. Whatley J.M., Whatley F.R. Chloroplast evolution // New Phytol. — 1981. — 87, N 2. — P. 233—247.
413. Wolverton B.C. The water hyacinth // Philipp. Georg. J. — 1981. — 25, N 2. — P. 64—69.
414. Zurzycki J., Walczak T., Gabrús H., Kajforz J. Chloroplast translocations in *Lemna trisulca* L. induced by continuous irradiation and by light pulses. Kinetic analysis // Planta. — 1983. — 157, N 6. — P. 502—510.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ГЛАВА 1. СРЕДА ОБИТАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ (Смирнова Н.Н.)	4
ГЛАВА 2. ФОТОСИНТЕЗ (Смирнова Н.Н., Лукина Л.Ф.)	19
2.1. Источники углерода	19
2.2. Механизм проникновения углерода в фотосинтезирующие ткани и клетку	21
2.3. Ассимиляционный аппарат и усвоение углерода	24
2.4. Влияние внутренних и внешних факторов на процесс фотосинтеза	35
2.5. Продуктивность высших водных растений	44
ГЛАВА 3. ДЫХАНИЕ (Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н.)	47
3.1. Транспорт кислорода в растениях при дыхании и особенности его метаболизма	48
3.2. Влияние различных факторов на интенсивность дыхания	51
ГЛАВА 4. ВОДООБМЕН У РАСТЕНИЙ (Лукина Л.Ф.)	60
4.1. Состояние воды в тканях водных растений	61
4.2. Устьичный аппарат и испаряющая поверхность листьев земноводных растений	69
4.3. Транспирация и влияние на нее различных факторов	75
4.4. Относительная транспирация и количество воды, испаряемое зарослями высших водных растений	82
ГЛАВА 5. МИНЕРАЛЬНОЕ И ОРГАНИЧЕСКОЕ ПИТАНИЕ (Смирнова Н.Н.)	86
5.1. Формирование поглощающего аппарата растений	87
5.2. Минеральное питание и влияние на него различных экологических факторов	101

5.3. Потребление органических веществ	109
ГЛАВА 6. РАСТЕНИЯ И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА (Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н.)	116
6.1. Взаимоотношения высших водных растений с прокариотами и некоторыми низшими растениями	116
6.2. Взаимное влияние высших водных растений	118
6.3. Фитонцидные свойства высших водных растений	123
6.4. Влияние антропогенных факторов на высшие водные растения	125
6.5. Влияние естественных абиотических факторов на высшие водные растения	128
6.6. Загрязнение водоемов и высшие водные растения	135
6.7. Биомониторинг и высшие водные растения	149
6.8. Высшие водные растения — мощный фактор самоочищения водоемов	153
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	160
СПИСОК РАСТЕНИЙ, УПОМИНАЕМЫХ В ТЕКСТЕ	162
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	165

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ЛУКИНА Лидия Федоровна
СМИРНОВА Наталия Николаевна

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Редактор Л.Е.Мечева
Художник обложки Д.А.Лаврова
Художественный редактор Л.А.Комяхова
Технический редактор И.Ю.Алексашина
Оператор Л.И.Прокопчук
Корректоры Е.С.Коваль, М.Е.Ролинская

ИБ № 9206

Сдано в набор 01.02.88. Подп. в печ. 07.05.88. Формат 60х84/16. Бум. офс. № 2. Гарн. Универс. Офс. печ. Усл. печ. л. 11,86. Усл. кр.-отт. 12,09. Уч.-изд. л. 12,77 + + вкл. 0,85 = 13,62. Тираж 770 экз. Заказ 8—100. Цена 2 р. 80 к.

Оригинал-макет подготовлен в издательстве "Наукова думка". 252601 Киев 4, ул. Репина, 3.
Киевская книжная типография научной книги. 252004 Киев 4, ул. Репина 4.